



Felipe Crecente-Campo

TESIS DOCTORAL

**MODELO DE CRECIMIENTO DE ÁRBOL  
INDIVIDUAL PARA *Pinus radiata* D. Don EN  
GALICIA**

Departamento de Enxeñaría Agroforestal  
Escola Politécnica Superior

Lugo, 2008



Tesis doctoral

**MODELO DE CRECIMIENTO DE ÁRBOL  
INDIVIDUAL PARA *Pinus radiata* D. Don EN  
GALICIA**

Departamento de Enxeñaría Agroforestal  
Escola Politécnica Superior

Lugo, 2008

Felipe Crecente-Campo



# **MODELO DE CRECIMIENTO DE ÁRBOL INDIVIDUAL PARA *Pinus radiata* D. Don EN GALICIA**

Felipe Crecente-Campo  
Ingeniero de Montes

Memoria para optar al grado de Doctor realizada bajo la dirección de los profesores de los Departamentos de Producción Vegetal e Ingeniería Agroforestal de la Universidad de Santiago de Compostela Dr. ROQUE J. RODRÍGUEZ SOALLERIO y Dr. ULISES DIÉGUEZ ARANDA.

Vº Bº  
El director de la Tesis

Vº Bº  
El director de la Tesis

ROQUE J. RODRÍGUEZ SOALLEIRO

ULISES DIÉGUEZ ARANDA

Departamento de Enxeñaría Agroforestal  
Escola Politécnica Superior

Lugo, 2008

## Agradecementos

Logo de ver rematada unha tese, un sempre se acorda daquelas persoas que dun xeito ou doutro fixeron que iso fora posible.

Como é inevitable, non todas as persoas que me apoiaron, axudaron e aguantaron van estar mencionadas expresamente aquí, polo que pido perdón de antemán.

En primeiro lugar agradecer a Roque e Ulises que fosen os titores da miña tese, e sempre estivesen dispostos a escoitarme, aconsellarme, corrixirme e dar forma a isto que agora aquí presento.

Quixera, expresamente, agradecer a posibilidade que determinados profesores me brindaron de realizar a miña tese na EPS de Lugo, dende aqueles momentos nos que empecei axudando á instalación do ensaio de claras de Begonte; especialmente Alberto, Ulises e Roque.

Tamén agradecer a aquelas persoas que dende estes primeiros momentos estiveron traballando comigo e se converteron nos meus compañeiros e amigos: Hector e Marcos. “Parece que aún fue ayer...” cando estabamos de risas polo monte e xa choveu dende aquela.

Outros moitos compañeiros pasaron polo laboratorio de Dasometría, ou aínda están nel, con vinculación temporal ou definitiva. Aínda que o trato com eles pode ser maior ou menor, tamén os considero amigos. Quixera agradecer o seu apoio e as súas preocupacións polo desenvolvemento do meu traballo a Castedo, Balboa, Pedro, Javier, Juanga, Ana, Alberto, Almudena, Guillermo, Marina, Fina, Mónica, Jose, Mikel, Quique, Fernando, Covelo, Raúl, Horacio, Juanda, Samuel, Lucía, Ana, Dori, Andrea...

Agradecer a Klaus que me acollera de tan bo grado en Göttingen, e por suposto a Javier e Bene por facer que estar alí fora como tomarme unhas vacacións. Tamén a Fero, Maris, Cristian e David por conseguir que estar lonxe do lar fora moito menos abofante do que poidera parecer.

Grazas a Christine Francis por revisar o inglés nos capítulos escritos nesa lingua.

Á miña familia e os meus amigos, en especial a aqueles cos que máis directamente convivo: Santiago, José, Iñaki, Mónica, Lucía, e meus pais, agradecerlles o seu apoio e pedirllles desculpas polas malas caras e as ausencias.

Unha parte dos traballos levados a cabo para a realización desta tese foron financiados polo Ministerio de Educación y Ciencia a través do proxecto de investigación “Modelos de árbol y tratamientos silvícolas en pinares atlánticos” (AGL2004-07976-C02-01), cofinanciado pola Unión Europea. O autor da mesma obtivo soporte económico a través do programa de becas FPI do Ministerio de Educación y Ciencia.

Á miña familia

## **Prefacio**

En esta tesis se desarrolla un modelo de crecimiento de árbol individual para plantaciones de pino radiata (*Pinus radiata* D. Don) en Galicia.

El trabajo se ha estructurado en dos partes. En la primera parte se presentan, de forma resumida, los datos y métodos utilizados para el desarrollo del modelo de crecimiento y las ecuaciones finalmente obtenidas para cada componente, realizándose además una comparación de los resultados que proporciona el modelo desarrollado con los obtenidos mediante un modelo de masa con desagregación ya existente.

En la segunda parte se presentan, de forma pormenorizada y con formato de artículo científico, los datos y los métodos utilizados para desarrollar cada uno de los componentes del modelo. Así, en el capítulo I se elabora un modelo de perfil de copa, en el capítulo II se analiza la relación entre el crecimiento de los árboles individuales y la competencia a que están sometidos, en el capítulo III se desarrollan las ecuaciones de crecimiento en sección normal y altura, y en el capítulo IV se desarrolla la ecuación de mortalidad de árbol individual. Estos capítulos se reseñan en el texto por números romanos.

## **Preface**

In this doctoral thesis an individual-tree growth model for radiata pine (*Pinus radiata* D. Don) plantations in Galicia is developed.

The document has been divided into two parts. In the first one the data and methodology used for the development of the growth model, and the equations finally obtained for each component are presented. A comparison of the outputs of the developed model with the outputs of an existing stand growth model with disaggregation is also presented.

In the second part, the data and methodology used for the development of each of the components of the growth model are presented, with the format of a scientific paper, in a thorough way. In chapter I a crown taper equation is developed, in chapter II the influence of competition into individual-tree growth is analyzed, in chapter III individual-tree basal area and height growth models are developed, and in chapter IV an individual-tree mortality equation is developed. These chapters are indicated in the text with roman numbers.

## Contenido / Contents

RESUMEN .....	1
SUMMARY .....	1
<b>1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>2</b>
1.1. DISTRIBUCIÓN Y EXPANSIÓN DE <i>PINUS RADIATA</i> .....	2
1.2. ESQUEMAS SELVÍCOLAS .....	4
1.3. MODELOS DE CRECIMIENTO .....	5
1.4. ANTECEDENTES, JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS .....	9
<b>2. MATERIAL Y MÉTODOS.....</b>	<b>13</b>
2.1. DATOS .....	13
2.2. MÉTODOS .....	16
2.2.1. Metodología del modelo de crecimiento .....	16
2.2.2. Modelización del perfil de copa.....	17
2.2.3. Análisis de la influencia de la competencia en el crecimiento.....	18
2.2.4. Modelización de las ecuaciones de crecimiento en sección normal y altura.....	18
2.2.5. Modelización de la ecuación de mortalidad .....	19
2.2.6. Comparación de modelos y validación global.....	19
<b>3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....</b>	<b>23</b>
3.1. PERFIL DE COPA .....	23
3.2. INFLUENCIA DE LA COMPETENCIA EN EL CRECIMIENTO .....	24
3.3. MODELOS DE CRECIMIENTO EN SECCIÓN NORMAL Y ALTURA .....	25
3.4. MODELO DE MORTALIDAD .....	25
3.5. VALIDACIÓN GLOBAL DEL MODELO.....	26
<b>4. REFERENCIAS .....</b>	<b>29</b>
<b>CAPÍTULO / CHAPTER I:</b>	
Desarrollo de un modelo de perfil de copa para <i>Pinus radiata</i> D. Don en Galicia.....	37
<b>CAPÍTULO / CHAPTER II:</b>	
Influencia de la competencia en el crecimiento individual de <i>Pinus radiata</i> D. Don en Galicia....	67
<b>CAPÍTULO / CHAPTER III:</b>	
Individual-tree basal area and height growth models for <i>Pinus radiata</i> D. Don in Galicia .....	93
<b>CAPÍTULO / CHAPTER IV:</b>	
An individual-tree mortality model for <i>Pinus radiata</i> D. Don plantations in Galicia.....	119

# Modelo de crecimiento de árbol individual para plantaciones de *Pinus radiata* D. Don en Galicia

## Resumen

En este trabajo se desarrolló un modelo de árbol individual independiente de la distancia entre los pies para plantaciones coetáneas de *Pinus radiata* D. Don en Galicia. En primer lugar se elaboró un modelo de perfil de copa, para su posterior utilización en el cálculo de índices de competencia que tienen en cuenta el tamaño de la misma. En segundo lugar se evaluó la influencia de éstos y otros índices de competencia, tanto dependientes como independientes de la distancia entre pies, en el crecimiento en diámetro y sección normales y en altura de *Pinus radiata*. Posteriormente se elaboraron modelos de crecimiento en sección normal y altura, incluyendo variables de árbol, variables de masa e índices de competencia en su formulación. Finalmente se elaboró un modelo de predicción de la probabilidad de supervivencia individual de *Pinus radiata*. El modelo completo se evaluó y se comparó con el modelo dinámico de masa existente para la especie en el área de estudio. Se concluye que, para las masas objeto de estudio, el modelo de crecimiento de árbol individual presenta resultados similares en la estimación del área basimétrica y ligeramente mejores en la estimación del número de pies por hectárea y en la estimación de la distribución diamétrica que el modelo de masa.

**Palabras clave:** perfil de copa, competencia, crecimiento en sección normal, crecimiento en altura, mortalidad.

## Summary

In this study a distance-independent individual-tree growth model was developed for even-aged *Pinus radiata* plantations in Galicia. Firstly, a crown taper equation was developed in order to calculate competition indices that include crown size in their formulation. Secondly, the influence of these and other competition indices into radiate pine growth (individual-tree basal area and height) was evaluated; both distance-dependent and distance-independent competition indices were used. Individual-tree basal area and height growth models, including stand and tree variables and competition indices, were then developed. Finally, a model for predicting individual-tree survival probability was developed. The complete individual-tree growth model was evaluated and compared with the existing dynamic stand growth model for this species in the study area. It was concluded that, in the study area, the individual-tree growth model shows similar results for the stand basal area estimation, and better results



for the number of stems per hectare and the diameter distribution estimation than the existing stand growth model.

**Key words:** crown taper, competence, individual-tree basal area growth, individual-tree height growth, mortality.

## 1. Introducción

### 1.1. Distribución y expansión de *Pinus radiata*

El área natural de localización del pino radiata (*Pinus radiata* D. Don) es extremadamente reducida en la actualidad, limitándose a tres enclaves en la costa californiana (Swanton, Monterrey y Cambria) y dos en las islas mejicanas de Guadalupe y Cedros (MacDonald y Laacke, 1990). En conjunto, su área natural no llega a las 6000 hectáreas. En el resto del mundo es, por tanto, una especie introducida. Está presente como especie exótica en el suroeste de Europa, Chile, Sudáfrica, Nueva Zelanda y el suroeste de Australia.

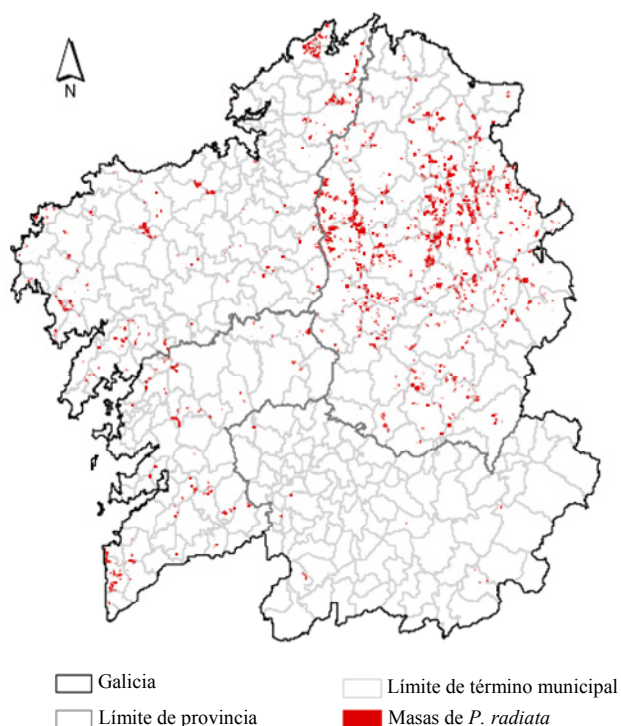
Numerosas son las razones que han convertido al pino radiata en la conífera más plantada en el mundo (Lavery, 1986), entre las que se pueden destacar su gran crecimiento en climas templados húmedos, la versatilidad de su madera, la posibilidad de recolectar grandes cantidades de semilla, la facilidad de propagación, la elevada plasticidad en cuanto al medio, la relativa ausencia de plagas y enfermedades y su flexibilidad selvícola, lo que permite practicar distintas selviculturas sin que la producción se vea afectada de forma importante.

La superficie repoblada con el pino radiata se ha incrementado considerablemente en los últimos años. A principios de los 60 del siglo pasado, Scott (1960) estima que la superficie existente en los principales países productores totaliza 620.000 hectáreas. A mediados de los 80, Lavery (1986) publica una estadística en la que calcula un total de tres millones de hectáreas. Actualmente se estima que la superficie total mundial asciende a unos cuatro millones de hectáreas, debido fundamentalmente al aumento producido en las repoblaciones realizadas en Nueva Zelanda, Chile y Australia (Lavery y Mead, 1998; Sánchez, 2001). No se espera que el ritmo de crecimiento existente hasta la fecha pueda seguir manteniéndose en un futuro, ya que se van agotando las posibilidades de nuevas zonas para la especie, pero da una idea de la actividad económica que se genera con su selvicultura (Castedo-Dorado, 2004).

El pino radiata fue introducido por primera vez en España a mediados del siglo XIX. Al cabo de unas décadas se confirmó el éxito de esta especie, iniciándose con ello el camino hacia su expansión, particularmente en el País Vasco, Galicia, Asturias y Cantabria. Diversas circunstancias motivaron la regresión y progresiva desaparición de

las especies tradicionales de relevancia forestal en la Cornisa Cantábrica (roble, hayas, castaños y, en menor medida, fresnos, encinas y nogales) desde el siglo XVI. Todas estas circunstancias originaron el estudio de nuevas especies de buena adaptación, rápido crecimiento y turno corto, que permitiesen una elevada producción de madera para uso industrial. Las plantaciones de pino radiata se ubicaron en terrenos previamente deforestados, ocupados por formaciones de matorral de degradación, aunque recientemente se han realizado en terrenos agrícolas abandonados.

En apenas un cuarto de siglo se logró cambiar la fisonomía del norte peninsular, especialmente en el área oceánica del País Vasco, donde el pino radiata ocupa más de la tercera parte de la superficie total. Hoy en día, en España, es la conífera exótica más utilizada en repoblaciones, distribuyéndose por toda la Cornisa Cantábrica, donde se ha adaptado perfectamente al clima, y ocupa unas 270.000 hectáreas (DGCN, 1998). En Galicia, esta especie está presente en unas 90.000 hectáreas, constituyendo la formación forestal dominante en aproximadamente 60.000 hectáreas (Xunta de Galicia, 2001), lo que la sitúa como la tercera conífera en cuanto a superficie y la segunda en cuanto a producción (volumen de corta anual). Junto con *Pinus pinaster* Ait. y *Eucalyptus globulus* L. forma el grupo de maderas que sostiene el 90% de la industria forestal gallega (Dans et al., 1999). La figura 1 muestra la localización de las masas de pino radiata en Galicia.



**Figura 1.** Distribución de las masas de *Pinus radiata* en Galicia (considerando teselas con más del 60% de ocupación por la especie). Fuente: Castedo-Dorado (2004, elaborado a partir del Mapa Forestal de España –MIMAM, 2003).

El pino radiata fue introducido en Galicia, como en muchos otros lugares, con fines ornamentales a mediados del siglo XIX. A principios del siglo XX, con posterioridad a su introducción como ornamental, este pino fue ensayado como especie de reforestación. Debido a los espectaculares resultados de crecimiento obtenidos en muchas repoblaciones (Echeverría y De Pedro, 1956), esta conífera se convirtió en una de las principales especies a propagar en las labores de plantación forestal de la posguerra, realizadas mediante consorcios con el Patrimonio Forestal del Estado. La mayor parte de estas plantaciones datan de los años 60–70, seguramente por motivos de disponibilidad presupuestaria para llevarlas a cabo y de disponibilidad de semilla (Sánchez, 2001).

El Plan Forestal de Galicia (Xunta de Galicia, 1992) preveía un incremento de la superficie de *Pinus radiata* hasta las 230.000 hectáreas de masas puras en un plazo de 40 años, lo que da idea de la importancia futura de la especie dentro del sector forestal gallego a corto y medio plazo.

## 1.2. Esquemas selvícolas

La mayor parte de las masas de pino radiata que existen actualmente en Galicia proceden de repoblaciones a altas densidades iniciales, aunque en los últimos años se aprecia un progresivo descenso de la densidad de plantación (Sánchez, 2001).

En la silvicultura tradicional, la edad de realización de la primera clara se sitúa entre los 20 y los 25 años. Esta intervención se lleva a cabo generalmente tras un clareo precomercial asociado a una poda baja. La primera clara se realiza casi siempre de forma semisistemática, eliminando como media una fila de cada siete e interviniendo de forma selectiva y por lo bajo en las restantes. El peso suele ser fuerte o muy fuerte, alcanzándose fácilmente un porcentaje de pies extraídos del 40%. La segunda clara no se realiza en muchos casos, y si se lleva a cabo es a partir de los 25 años. Su peso suele ser inferior al de la primera, alcanzando valores máximos del 30 al 35% en número de pies. La tercera clara sólo se realiza en casos muy puntuales, y suele reducirse a los pinares de producción de madera de mejor calidad. Una extensa descripción de los esquemas selvícolas utilizados en el pino radiata en Galicia puede encontrarse en Sánchez (2001).

Varios estudios recientes (Dans et al., 1999; Sánchez, 2001; Rodríguez et al., 2002) han definido diversos regímenes de claras adecuados a diferentes objetivos de producción. Sin embargo, incluso para un mismo objetivo principal, los esquemas selvícolas propuestos varían considerablemente, existiendo algunos más directos (con pocas claras) y otros más progresivos que plantean numerosas intervenciones a lo largo del ciclo productivo (Castedo-Dorado, 2004).

### 1.3. Modelos de crecimiento

Los modelos de crecimiento son unas de las herramientas más útiles para los gestores forestales. Pueden utilizarse tanto para predecir producciones futuras como para explorar opciones de gestión y alternativas selvícolas (Vanclay, 1994). Un modelo forestal de crecimiento es una abstracción de las dinámicas de una masa forestal, y puede comprender el crecimiento, la mortalidad y otros cambios en la composición y la estructura de la masa que se expresan como una serie de ecuaciones matemáticas, los valores numéricos de dichas ecuaciones, la lógica necesaria para relacionarlas de un modo coherente y el código de programación requerido para implementar el modelo en un simulador. En un sentido más amplio, el término “modelo de crecimiento” también puede englobar tablas de producción y curvas, que son análogas a las ecuaciones, pero que se representan en forma tabular o gráfica en vez de matemática (Vanclay, 1994).

Existe una gran variedad de modelos forestales de crecimiento. Los primeros se construyeron en Alemania a finales del siglo XVIII (Paulsen, 1795 –citado en Assmann, 1970) para masas naturales con espesura completa, con el fin de dirigir la ordenación de los bosques hacia masas con esas características, y se compilaron y publicaron en boletines llenos de tablas y gráficos, denominándose tablas de producción normales (Madrigal et al., 1999, Davis et al., 2001). Desde entonces, los modelos forestales de crecimiento han evolucionado progresivamente hasta llegar a los más modernos y complejos modelos de árbol individual.

Los modelos forestales de crecimiento se pueden clasificar por las siguientes propiedades (Valsta, 1993): (1) la unidad de predicción; (2) el empleo de datos sobre la localización espacial de los árboles, es decir, modelos dependientes frente a independientes de la distancia; (3) modelos determinísticos frente a modelos estocásticos; y (4) modelos estadísticos o empíricos frente a modelos basados en procesos.

La unidad de predicción puede ser la masa completa, todos los árboles de una determinada especie, clase de edad o de tamaño, o un árbol individual. Algunos modelos de proceso incluso consideran mayor detalle, aunque el árbol es casi siempre el primer factor de agrupación.

Aunque existen diversas clasificaciones de los modelos de crecimiento (García, 1988; Erviti, 1991; Vanclay, 1994; Davis et al., 2001), casi todas ellas coinciden en considerar las diferentes unidades de predicción, es decir, distinguen entre modelos de masa, modelos de clases diamétricas o modelos de árbol individual, según el nivel de detalle. Los primeros proporcionan directamente resultados por unidad de superficie, mientras que en los otros tipos de modelos los resultados de masa se obtienen agrupando los resultados de las clases diamétricas o de los árboles individuales.

Aunque los modelos empíricos no explican los mecanismos de crecimiento de un árbol o una masa, han sido ampliamente utilizados como herramientas prácticas en la gestión forestal, quizá debido a su simplicidad (Castedo-Dorado et al., 2007a).

Munro (1974) sugirió la siguiente clasificación de los modelos de crecimiento:

- ✓ Modelos de masa.
- ✓ Modelos de árbol individual independientes de la distancia entre pies.
- ✓ Modelos de árbol individual dependientes de la distancia entre pies.

Esta clasificación, que une las propiedades (1) y (2) mencionadas anteriormente, resulta práctica para los objetivos perseguidos en este trabajo. Algunos autores (Vanclay, 1994; Gadow y Hui, 1999; Davis et al., 2001) consideran como un tipo diferenciado de modelos los de clases de dimensión (normalmente de clases diamétricas).

Los modelos de masa utilizan variables de masa (p. ej., edad, índice de sitio, área basimétrica, número de pies por hectárea) como variables de partida, mientras que por lo menos alguna de las variables de partida en un modelo de árbol son variables de árbol individual. En el caso de los modelos de árbol independientes de la distancia (no espaciales), no se requiere ninguna información de la distribución espacial de los árboles. Sin embargo, los modelos de árbol dependientes de la distancia entre pies (espaciales), incluyen o precisan una medición espacial de la competencia. Ésta se expresa normalmente en función de la distancia entre un árbol determinado y sus vecinos, así como la talla de dichos vecinos. Los modelos independientes de la distancia no usan información espacial para expresar competencia, pero pueden usar variables predictoras (p. ej., el área basimétrica) que miden la densidad de la masa y, de esta forma, expresan la competencia total en la misma (Pukkala, 1988, 1989; Vanclay, 1994; Van Laar y Akça, 1997).

Puede ser difícil decidir el nivel más apropiado a utilizar cuando se modeliza el crecimiento de una masa. El tipo de modelo más adecuado depende del uso a que se destine, de las características de la masa, de los recursos disponibles y del intervalo de proyección (Vanclay, 1994; Burkhart, 2003; García, 2003). Estos factores también determinan qué datos son necesarios y qué resolución tiene el modelo. Los modelos de crecimiento de árbol individual proporcionan información más detallada que otras metodologías de modelización (García, 1994; García, 2003), y generalmente funcionan mejor que los modelos de masa para proyecciones a corto plazo (Burkhart, 2003). Además, cuando hay información a nivel árbol en una masa, los modelos de árbol permiten una descripción más detallada de la estructura de la misma y su dinámica que los modelos de masa (Mabvurira y Miina, 2002). Estos modelos permiten la simulación de un rango mayor de tratamientos selvícolas que los modelos de masa, ya que la respuesta de un árbol concreto a los tratamientos depende directamente del grado en que la competencia a que estaba sometido se haya visto reducida por el tratamiento. La frecuente aplicación de claras por calles o la utilidad de estos modelos para evaluar parcelas de ensayo de material genético justifican el esfuerzo investigador en este campo, si bien la aplicación de modelos de masa es con frecuencia suficiente para la gestión

habitual de las plantaciones forestales. Debe entenderse la modelización a nivel de árbol individual como un mayor nivel de detalle en la definición de las masas forestales, siendo importante conseguir una compatibilidad a nivel de masa entre las predicciones proporcionadas por el modelo de masa y las obtenidas por agregación de las del modelo de árbol.

La transición desde los modelos de masa a los modelos de árbol puede considerarse un cambio importante en la modelización forestal, puesto que no existen límites predefinidos en cuanto a la mezcla de especies, los tratamientos selvícolas y/o la edad (Hasenauer, 2005). Los primeros modelos de crecimiento de árbol individual fueron desarrollados en América del Norte (p. ej., Newnham, 1964; Stage, 1973; Monserud, 1975; Wykoff et al., 1982; van Deusen y Biging, 1985; Wensel y Koehler, 1985; Burkhardt et al., 1987). En la península escandinava y Europa central, los conceptos más importantes sobre la modelización a nivel árbol fueron desarrollados a principios de los 90 del siglo pasado. Ejemplos de modelización a nivel árbol en Europa son: Sterba (1983), Pukkala (1988, 1989), Pretzsch (1992, 2001), Hasenauer (1994, 2000), Nagel (1995), Sterba et al. (1995), Monserud y Sterba (1996), Kahn y Pretzsch (1997), Nagel et al. (2002) y Pretzsch et al. (2002a). Estos modelos básicamente extendieron las primeras metodologías de modelización a las principales especies en Europa (Hasenauer, 2005).

En España, cabe citar como uno de los primeros modelos de árbol el desarrollado por Martínez Millán y Madrigal (1982) para *Eucalyptus camaldunensis* en la provincia de Huelva. Recientemente, se han publicado numerosos ejemplos de modelos de árbol individual (Palahí et al., 2003; Trasobares et al., 2004a, 2004b; Calama y Montero, 2005; Sánchez-González et al., 2006).

Los componentes que normalmente forman un modelo de crecimiento de árbol individual son las ecuaciones que permiten estimar el crecimiento en diámetro normal (o sección normal), la mortalidad y el reclutamiento (Vanclay, 1994). A éstas se puede añadir una ecuación de crecimiento en altura, con el fin de predecir el crecimiento en volumen con mayor exactitud, aunque una opción alternativa es el empleo de una ecuación altura-diámetro generalizada.

El crecimiento de un árbol es un proceso mucho más complicado que el incremento de su volumen: mediante un proceso de diferenciación se van formando una gran variedad de nuevas células, tejidos y órganos que permiten al árbol adaptarse a los cambios que se producen en el ambiente que le rodea. Esta capacidad de adaptación causa modificaciones en la pauta de crecimiento (Mitscherlich, 1971, 1975; Raven et al., 1987). Todavía no se conocen bien los mecanismos que regulan los procesos de adaptación, aunque se acepta universalmente que uno de los efectos de la competencia que más afecta al crecimiento de un árbol es la interacción espacial con otros árboles (Gadow et al., 2001). Un estimador de la competencia total que ejercen los árboles vecinos sobre otro y que interfieren en su crecimiento se denomina “índice de competencia” (Biging y Dobbertin, 1992). Según Gadow y Hui (1999) y Schröder (2000), la cuantificación del

efecto de la competencia es uno de los factores indispensables para la construcción de un modelo de árbol individual.

En la modelización a nivel árbol, medir la longitud de copa, su anchura o el ratio de copa viva, puede aportar información valiosa para estimar la competencia que un árbol ha sufrido en el pasado. Estas variables también pueden considerarse medidas de la vitalidad de un individuo (Hasenauer, 2005) y pueden ser importantes a la hora de predecir el crecimiento y la mortalidad, aunque raramente se miden en los inventarios tradicionales.

Generalmente se han utilizado dos metodologías diferentes para predecir el crecimiento en diámetro (o en sección normal) y en altura de los árboles de una masa: (1) modelos dependientes del crecimiento potencial o (2) modelos independientes del crecimiento potencial (Hasenauer, 2005).

Los modelos dependientes del crecimiento potencial fueron propuestos por primera vez por Newnham (1964), y asumen un límite superior o un crecimiento limitado. Este límite o crecimiento potencial es específico de cada especie y estación forestal. Los modelos basados en este concepto deben definir en primer lugar los crecimientos en diámetro y altura potenciales específicos para cada estación forestal y especie. Estos crecimientos potenciales se reducen posteriormente para cada árbol dentro de una parcela, de acuerdo con su situación competitiva específica, que puede obtenerse usando la longitud de copa e índices de competencia (Hasenauer, 2005).

Los modelos de crecimiento basados en el concepto de crecimiento potencial pueden tener la siguiente forma:

$$inc = potinc \cdot CR^a (1 - e^{bCOMP}) + \varepsilon \quad [1]$$

donde *inc* es el crecimiento actual de cada árbol, *potinc* el crecimiento potencial predefinido por especie y estación forestal, *CR* el ratio de copa (longitud de copa viva entre altura total del árbol), *COMP* el índice o índices de competencia, *a* y *b* los parámetros a estimar y  $\varepsilon$  el error del modelo.

Estos modelos necesitan definiciones realistas del crecimiento potencial, porque sus valores definen el límite superior o máximo crecimiento que el modelo puede predecir. Las predicciones de crecimiento convergen hacia valores más altos o más bajos dependiendo de la situación de competencia de cada árbol. Ejemplos de modelos que utilizan este concepto son SILVA (Pretzsch, 1992; Pretzsch et al., 2002a), MOSES (Hasenauer, 1994) y B-WIN (Nagel, 1995).

La segunda metodología normalmente utilizada en la modelización a nivel árbol no define un límite superior o crecimiento potencial. El crecimiento actual se estima directamente a partir de los datos disponibles y está basado únicamente en un conjunto de variables independientes. Ya que las variaciones en la calidad de estación pueden afectar

al crecimiento de un árbol, se incluye en la formulación del modelo algún indicador de la misma. La formulación general de este tipo de modelos puede tener la siguiente forma:

$$\ln inc = a + b \cdot tree + c \cdot comp + d \cdot site + \varepsilon \quad [2]$$

donde  $\ln inc$  es el logaritmo neperiano del crecimiento, *tree* el conjunto de variables de árbol, *comp* las variables que definen la situación de competencia de cada árbol dentro de la masa, *site* las variables que definen las diferencias en la calidad de estación, *a*, *b* y *c* los coeficientes específicos para cada especie y  $\varepsilon$  el error del modelo.

Ejemplos de este tipo de modelos son PROGNOSIS (Stage, 1973; Wykoff, 1990) y PROGNAUS (Monserud y Sterba, 1996).

Los modelos de árbol predicen la mortalidad para cada individuo calculando la probabilidad de mortalidad o supervivencia a partir de variables de competencia y estación forestal. Como la variable dependiente es binaria (muerto o vivo – 0 o 1), se utiliza en muchas ocasiones el modelo LOGIT (Neter y Maynes, 1970), cuyos parámetros se estiman mediante procedimientos de máxima verosimilitud (Monserud y Sterba, 1999; Hasenauer, 2000). Una alternativa posible pueden ser las redes neuronales (Hasenauer et al., 2001).

Finalmente, estimar el reclutamiento de nuevos pies con posterioridad a una corta o a la muerte de un pie del estrato superior, es crucial para asegurar la sostenibilidad en masas mixtas irregulares (Hasenauer, 2005). Como hay determinados sistemas selvícolas que se centran en la iniciación o promoción del proceso de regeneración natural, las metodologías más recientes han dividido el reclutamiento de árboles jóvenes en diferentes pasos, teniendo en cuenta explícitamente el establecimiento del regenerado (Pukkala y Kolström, 1992; Ribbens et al., 1994; Schweiger y Sterba, 1997; Hasenauer et al., 2000; Biber y Herling, 2002; Hasenauer y Kindermann, 2002) y el crecimiento de los árboles jóvenes (Monserud y Ek, 1977; Golser y Hasenauer, 1997; Biber y Herling, 2002; Kindermann et al., 2002). Por otra parte, en muchas plantaciones el reclutamiento suele ser reducido y en muchas ocasiones nulo, por lo que los modelos de árbol individual para este tipo de masas no requieren una ecuación de reclutamiento o incorporación de nuevos individuos.

#### 1.4. Antecedentes, justificación y objetivos

En Nueva Zelanda, Chile y Australia se encuentran más del 90% de las plantaciones de pino radiata en el mundo. Los dos primeros países son los referentes más importantes con respecto a la elaboración de modelos de crecimiento y producción y otras herramientas de gestión.

En Nueva Zelanda, los primeros intentos de estimación del crecimiento del pino radiata fueron los monogramas y las tablas de Lewis (1954). Años más tarde, Beekhuis



(1966) elaboró un modelo de producción de masa de densidad variable con módulos independientes para describir la evolución de la altura dominante, el área basimétrica y el número de pies por hectárea. Una segunda generación de modelos apareció debido a la necesidad de estimar con mayor fiabilidad la producción obtenida cuando se aplicaba una silvicultura más intensiva. Estos modelos están basados en el análisis estadístico de datos de parcelas permanentes medidas desde 1973. Se trata fundamentalmente de modelos de masa que incluyen funciones de crecimiento en altura dominante, incremento de área basimétrica y mortalidad (Castedo-Dorado, 2004). Una tercera generación de modelos de masa, basados en la teoría del espacio de estados que incluye ecuaciones estocásticas diferenciales (García, 1979, 1988), se desarrolló debido a las preocupaciones sobre la exactitud de los modelos en áreas de nuevas plantaciones. Más tarde, el Forest Research Institute (FRI) desarrolló modelos basados en procesos fisiológicos, en especial en el balance de humedad y de la interceptación de la radiación solar (Goulding, 1994). Zhao (1999), en su tesis doctoral, desarrolló un modelo, CanSPBL, que incluía ecuaciones de masa y ecuaciones de árbol individual. Una recopilación y explicación de todos estos modelos puede encontrarse en Castedo-Dorado (2004).

Recientemente, Pinjuv (2006) desarrolló dos modelos, que constituyen una mejora del modelo desarrollado por Zhao (1999), para predecir el crecimiento del pino radiata en Canterbury. El primero, CanSPBL(1.2), es un modelo para rotaciones completas. El segundo, CanSPBL(water), es un modelo híbrido que incorpora un índice del balance de agua en la zona de la raíz para el período de simulación. El planteamiento actual en Nueva Zelanda es hacer modelos de masa, con modificaciones y mejoras encaminadas a adecuar los modelos y hacerlos sensibles a los cambios regionales, y también el desarrollo de modelos mixtos ecofisiológicos. Una revisión reciente de los modelos empleados en este país es la de Dzierzon y Mason (2006).

En Chile, el pino radiata representa el 80% de la superficie reforestada. Los primeros intentos de modelización del crecimiento surgieron en la década de los 70 (García, 1974), mediante el desarrollo de modelos de masa. Desde entonces fueron surgiendo diversos modelos específicos para distintas regiones, hasta que, en el año 1991, la Fundación Chile cofinanció, junto con las principales empresas forestales del país, el denominado “Proyecto Modelo Nacional para Simulación de Pino Radiata”, con el fin de elaborar conjuntamente un simulador de crecimiento para las diez regiones homogéneas (a efectos de crecimiento de *Pinus radiata*) en las que se dividió el país. El simulador desarrollado, denominado RADIATA (Fundación Chile, 2003), consta de varios módulos: un simulador de establecimiento, un simulador de crecimiento y un simulador de utilización industrial. Actualmente está en marcha un proyecto para la elaboración de un “Simulador de Árbol Individual de Pino Radiata”, con el fin de aumentar la resolución de las estimaciones, sobre todo las referentes a la evaluación de los productos. Los últimos avances se centran en la inclusión en el modelo de crecimiento del efecto de

enfermedades o plagas y en la construcción de modelos que analicen los modos de crecimiento y de ramificación basándose en patrones o tipos arquitecturales elementales.

En Australia, las zonas productivas más importantes están en los estados de South Australia y New South Wales. Cabe destacar los trabajos de Ferguson y Leech (1976) y Leech y Ferguson (1981) para masas sin aclarar en la región de South Australia, así como el elaborado por Candy (1989) para la isla de Tasmania. En O’Hehir et al. (2000) puede encontrarse una buena revisión de los modelos de crecimiento existentes para South Australia.

Sudáfrica es el cuarto país con mayor superficie ocupada por *Pinus radiata*, con aproximadamente 300.000 hectáreas repobladas (Eldridge, 1997). Cabe destacar en este país el modelo de simulación de crecimiento y producción PCPROJ (Pretorius, 1993), desarrollado por la *South African Forestry Company Limited* (SAFCOL), basándose en los datos de un ensayo de espaciamiento situado en la masa más importante de esta especie en el país (Tokai CCT).

Con respecto a España, la primera referencia en la modelización del crecimiento de *Pinus radiata* se debe a Echeverría (1942), que construyó unas tablas de producción normal con datos recogidos en 41 parcelas localizadas en las provincias de Vizcaya, Guipúzcoa, Pontevedra y Santander. Son tablas de espesura completa, que buscaban la plena utilización de los recursos y la máxima producción mediante la utilización del espacio de forma total y eficaz. Estas tablas perdieron pronto su vigencia (Madrigal, 1991), al ampliarse enormemente la superficie repoblada con esta especie, que abarcaba gran diversidad de condiciones de estación y marcos de plantación. Posteriormente, Madrigal y Toval (1975) elaboraron unas nuevas tablas de producción de selvicultura media observada, pero para un régimen de claras más fuerte del propuesto por Echeverría. Sin embargo la toma de datos y, por tanto, su ámbito de aplicación, se vio restringido al País Vasco. Más tarde, Muñoz (1985) construyó unas tablas de selvicultura de referencia a partir de las anteriores, simulando cuatro regímenes de claras en los que se extraen el 15, 20, 25 y 30% del área basimétrica que reflejan las anteriores tablas para cada calidad. Castilla y Prieto (1992) mejoraron esta metodología y desarrollaron un simulador de producción que permite transformar las tablas de producción de Madrigal y Toval (1975) en otras de selvicultura variable para cualquier calidad de estación. Además, el simulador proporciona también información sobre distribuciones diamétricas, clasifica los productos extraídos en las claras y calcula la rentabilidad de los turnos. Espinel et al. (1997) construyeron un modelo de simulación de rodales con estimación adicional de distribuciones diamétricas, que permite simular el crecimiento de una masa regular desde cualquier edad y con distintos pesos de claras por lo bajo. Por último, restringidas a las masas existentes en el territorio histórico de Guipúzcoa, Chauchard (2001) elaboró unas nuevas tablas de producción de selvicultura variable que mejoran las construidas hasta el momento en el País Vasco. Este trabajo se enmarca dentro del proyecto “Actualización de las tablas de producción para las repoblaciones de pino

insignis en el País Vasco”, del que ya se han obtenido tablas provisionales de selvicultura variable (IKT, 2003) y funciones de razón para la estimación de los volúmenes maderables (Chauchard y Sbrancia, 2005).

En Galicia, el primer trabajo riguroso centrado en el crecimiento y producción de la especie es la tesis doctoral de Sánchez (2001), a partir de la cual se derivaron las primeras tablas de producción para el pino radiata en dicha región (Sánchez et al., 2003). Estas tablas de producción, basadas en la selvicultura que realmente se aplica, pueden considerarse un caso especial de tablas de producción de selvicultura variable, con la salvedad de que los datos no proceden de lugares de ensayo de claras sino de una agrupación práctica de las parcelas por su similitud en cuanto a la evolución de su densidad; por lo demás, el sistema de construcción es similar al de las tablas de selvicultura media. Más recientemente, Castedo-Dorado (2004) desarrolló un modelo dinámico de crecimiento para esta especie más avanzado que el anterior (incluye incluso un sistema de desagregación por clases diamétricas), que se basa en datos de dos inventarios de las mismas parcelas utilizadas por Sánchez (2001) y en la utilización de variables de estado y de funciones de transición en forma de diferencias algebraicas para proyectar dichas variables. Este modelo dinámico ha sido recientemente revisado, utilizando para ello datos de un tercer inventario de parte de la red original de parcelas y aplicando técnicas estadísticas más avanzadas (Castedo-Dorado et al., 2007a). El modelo permite simular cualquier situación posible eligiendo los marcos de plantación y regímenes de clara que interesen, siempre que la evolución propuesta esté representada en las parcelas empleadas para ajustar el mismo. Otros trabajos que se refieren a aspectos parciales sobre el desarrollo de las masas de pino radiata en Galicia son los de López Sánchez et al. (2003), Álvarez González et al. (2004), Diéguez-Aranda et al. (2005) y Castedo-Dorado et al. (2006, 2007b).

La planificación forestal requiere el empleo de herramientas que permitan predecir el desarrollo de una masa bajo un rango amplio de tratamientos selvícolas. Esta información facilita la toma de decisiones del propietario y del gestor forestal, tanto a nivel de masa como a escala monte o superior. Por este motivo, el objetivo principal de esta tesis fue desarrollar una herramienta que facilitara la toma de decisiones acerca de las masas de *Pinus radiata* existentes en Galicia. Para ello se desarrolló un modelo de crecimiento de árbol individual, herramienta que, debido a la posibilidad de plantear una gran variedad de esquemas selvícolas, permitirá la discusión de los mismos y su evaluación económica, lo que repercutirá a su vez en una gestión más eficiente de las masas forestales pobladas por esta especie. Estos modelos tienen dos ventajas teóricas con respecto a los modelos de masa: (1) permiten explicar las relaciones entre competencia y crecimiento, útiles por ejemplo para evaluar ensayos genéticos, y (2) mejoran las estimaciones a nivel árbol que se obtienen con los modelos de masa o de rodal una vez desagregados.

Este objetivo principal se alcanzó tras la consecución de los siguientes objetivos específicos:

1. Desarrollar una ecuación de perfil de copa, así como ecuaciones de predicción de la altura y la anchura de la misma.
2. Analizar la influencia que los distintos índices de competencia tienen en el crecimiento.
3. Desarrollar modelos de crecimiento en sección normal y en altura.
4. Desarrollar una ecuación que prediga la probabilidad de mortalidad (o de supervivencia).
5. Comparar las estimaciones del modelo de árbol con las de un modelo de masa existente para la especie.

## 2. Material y métodos

### 2.1. Datos

La *Unidade de Xestión Forestal Sostible (UXFS)* de la Universidad de Santiago de Compostela estableció, en el invierno de 1995-96, un dispositivo de 223 parcelas para elaborar modelos forestales de crecimiento. Dicha red de parcelas se distribuyó por las zonas en las que *Pinus radiata* estaba presente en Galicia, tratando de cubrir las diferentes edades, densidades y calidades de estación existentes en masas puras y regulares de este pino procedentes de plantación. Inicialmente, la red de parcelas se diseñó para obtener los datos necesarios que permitiesen elaborar una primera herramienta de gestión sencilla, como son las tablas de producción de silvicultura media (Sánchez et al., 2003).

Además de las parcelas de inventario, y debido a que la medición de la evolución temporal de la altura dominante es necesaria para la construcción de curvas de calidad de estación que reflejen la productividad forestal, se realizaron análisis de troncos en 236 árboles dominantes. Esta técnica es la recomendada cuando se carece de inventarios previos de parcelas que permitan describir su crecimiento en altura (Clutter et al., 1983).

Al transcurrir un tiempo suficiente desde el primer inventario se planteó la necesidad de una nueva medición de las parcelas inicialmente instaladas, esta vez en un número más reducido debido al enorme coste que supone mantener el conjunto total de parcelas y a que algunas habían sido afectadas por incendios, sufrido ataques severos de plagas y enfermedades o desaparecido parcial o totalmente tras una corta a hecho. Finalmente se reinventariaron, en el invierno de 1998-99, 155 parcelas. Por los mismos motivos, se realizó un tercer inventario en 56 de estas parcelas en el invierno de 2004-05.

La red de parcelas remedida representa fielmente las distintas evoluciones de la densidad, edades y calidades de estación que se pueden encontrar en Galicia, si bien las masas maduras de buena calidad están menos representadas, circunstancia por otra parte común en la mayoría de los trabajos de crecimiento y producción.

Para la instalación y medición de las parcelas se ha seguido la metodología utilizada por Madrigal et al. (1992) para la elaboración de las tablas de producción del haya en Navarra, que a su vez siguen las pautas establecidas por la *Forestry Commission* británica (Hummel et al., 1959). Las parcelas son de formas rectangulares, con superficies que oscilan entre 625 y 1200 m<sup>2</sup>. Siempre que fue posible su lado menor se replanteó siguiendo la línea de máxima pendiente, evitando en todo caso que sus límites se expusieran a situaciones de borde de masa. La superficie de parcela fue tal que éstas contuvieran un mínimo de 30 pies, con el fin de poder obtener con fiabilidad las variables de masa. El replanteo de las parcelas se llevó a cabo con cinta métrica, escuadra óptica y jalones, midiéndose posteriormente la pendiente con un Blume-Leiss, y la exposición y la altitud con la ayuda de planos topográficos a escala 1:10.000. En cada localización se tomaron además datos de edad y diferentes factores relacionados con la vegetación y el estado fitosanitario de la masa. Una vez hecho el replanteo, se pasó a realizar el inventario diamétrico, para lo que se marcaron todos los pies pintando una T invertida a la altura normal (1,3 m sobre el nivel del suelo medidos desde la parte superior de la ladera), y se identificaron con una chapa numerada, que fue clavada a mayor altura. En todos los árboles mayores de 5 cm se realizaron dos mediciones perpendiculares del diámetro normal ( $d$ , cm), utilizando una forcípula con graduación milimétrica y siguiendo las direcciones de los lados de la parcela. Asimismo, se midió con hipsómetro la altura total ( $h$ , m) de 30 árboles elegidos aleatoriamente en cada parcela, y de la proporción, en función de la superficie de la misma, de los 100 pies más gruesos por hectárea con aspecto de dominantes. También se midió el espesor de corteza con calibrador de graduación milimétrica en los 30 árboles elegidos aleatoriamente para la medición de la altura. Se anotaron además variables descriptivas de cada árbol, p. ej. si estaban vivos o muertos, o si presentaban alguna deformación y de qué tipo. La edad, en caso de no conocer la fecha de plantación, se estimó tomando muestras en la base de 4 ó 5 árboles con una barrena de Pressler y contando anillos de crecimiento.

En el tercer inventario se midieron con una estación total las coordenadas de todos los árboles en una submuestra de 44 parcelas. De esta manera se dispuso de información espacial para el cálculo de índices de competencia dependientes de la distancia entre pies. En estas parcelas también se midió la altura de la base de la copa viva ( $HBLC$ , m, definida como la altura a la que se encuentra la inserción en el tronco del primer verticilo que contiene acículas vivas y forma parte de la copa como un conjunto) y dos diámetros perpendiculares de la copa ( $MCW$ , m, medidos siempre según las direcciones de los lados de las parcelas) en los 30 árboles elegidos aleatoriamente en cada parcela en los que se había medido la altura.

De cada una de las 56 parcelas medidas en el tercer inventario se seleccionaron ocho árboles para la medición de su perfil de copa, de modo que quedasen representadas por igual todas las clases sociológicas existentes (árboles dominantes, codominantes, intermedios y sumergidos (Daniel et al., 1979)). En total se seleccionaron 443 árboles. En

cada uno de estos árboles se midió la altura total ( $h$ , m), la altura de la base de la copa viva ( $HBLC$ , m) y dos diámetros perpendiculares de copa ( $MCW$ , m). Para la medición del perfil de copa de cada árbol se empleó un aparato similar al utilizado por Hussein et al. (2000), formado por una pieza de metacrilato transparente de 25 x 40 cm unida a un jalón para clavarlo en el terreno y que permaneciese fijo mientras se efectuaban las mediciones. Sobre el metacrilato se superpuso una transparencia dividida en cuadrados de igual tamaño, que servían como referencias para efectuar las mediciones. Una vez que el operario se situaba a una distancia adecuada del árbol desde la que era posible encajar toda la copa del árbol en la transparencia, el jalón se clavaba en el suelo de manera que permaneciese paralelo al eje del árbol para asegurar la consistencia angular. Manteniendo fijo el punto de observación, se iban dibujando los puntos característicos del perfil exterior de la copa del árbol sobre la transparencia: ápice del árbol, inserción en el tronco del primer verticilo que contenía acículas vivas, puntos donde se encontraban esas primeras acículas vivas y puntos significativos del borde exterior de la copa del árbol.

Los datos recogidos en los diferentes inventarios se utilizaron en numerosos trabajos de investigación, entre los que destacan por su globalidad las tablas de producción realizadas por Sánchez et al. (2003) y el modelo dinámico de crecimiento de Castedo-Dorado et al. (2007a).

En la tabla 1 se muestran los valores de las variables de árbol y de masa más importantes de la base de datos utilizada en este trabajo. Se indican los resultados para las 130 y 51 parcelas remedidas en los inventarios 2 y 3 respectivamente y utilizadas para ajustar los modelos de crecimiento y mortalidad.

**Tabla 1.** Estadísticos descriptivos de la muestra de árboles empleada en el ajuste de las ecuaciones de crecimiento y mortalidad de árbol individual. (la tabla muestra valores para el conjunto de los tres inventarios para las 130 parcelas medidas en los inventarios 1 y 2, y las 51 parcelas medidas en los inventarios 2 y 3, y utilizadas para ajustar los modelos de crecimiento y mortalidad).

Variable	Media	Mínimo	Máximo	Desviación Estándar
$d$	20,6	5,1	80,7	11,0
$N$	904	192	3856	528
$G$	36,0	6,6	70,6	11,2
$D_g$	25,7	6,9	53,8	9,9
$H_0$	21,4	6,8	35,2	5,9
$t$	25,2	8,0	47,0	8,9
$IS$	19,1	11,1	27,6	3,4

$d$ : diámetro normal (cm, 1,3 m sobre el nivel del suelo);  $N$ : número de pies por hectárea;  $G$ : área basimétrica ( $m^2 ha^{-1}$ );  $D_g$ : diámetro medio cuadrático (cm);  $H_0$ : altura dominante (m);  $t$ : edad (años);  $IS$ : índice de sitio, definido como la altura dominante (m) que una masa alcanza a los 20 años, y determinada mediante el sistema de calidad de estación desarrollado por Diéguez-Aranda et al. (2005).

## 2.2. Métodos

### 2.2.1. Metodología del modelo de crecimiento

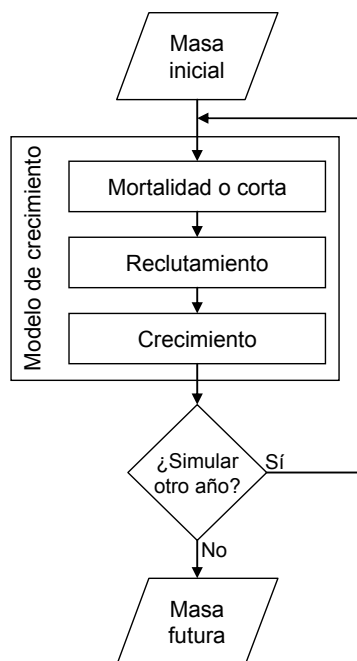
De una forma sintética, en el modelo elaborado se parte de la situación de una masa en un instante determinando, definida por las variables individuales diámetro normal ( $d$ ), altura total ( $h$ ) y edad ( $t$ ). A partir del listado de los árboles presentes puede determinarse el número de pies por hectárea ( $N$ ), el área basimétrica ( $G$ ) (obtenida por agregación de las secciones normales individuales) y la altura dominante ( $H_0$ , obtenida como promedio de la altura de los 100 pies más gruesos por hectárea). Esta sería la situación inicial, a partir de la cual empieza el proceso de simulación, que se aplica a cada uno de los árboles:

1. Se calculan todos los índices de competencia y todas variables que requieren los modelos de crecimiento y mortalidad.
2. Se compara un valor de corte o *cut-off* con la probabilidad de supervivencia predicha por el modelo de mortalidad. Si esta probabilidad es superior al valor de corte, el árbol sobrevive a un período anual de crecimiento; en caso contrario muere.
3. Se proyectan hacia el futuro un año las variables diámetro y altura mediante la utilización de sus correspondientes funciones de crecimiento, solamente para los pies que sobreviven al período de crecimiento.
4. Se obtiene la nueva situación de la masa un año después. Si se desea proyectar más años se vuelve al punto 1, bien con la situación sin modificar o bien eliminando los árboles a extraer en clara; en caso contrario finaliza la simulación.

La figura 2 muestra un esquema general de un modelo de crecimiento de árbol individual. En el modelo desarrollado en este estudio no se incluyó una ecuación de reclutamiento o incorporación de nuevos pies, puesto que en las masas objeto de estudio, y en general en todas las plantaciones de *Pinus radiata* en Galicia, no aparece una regeneración apreciable.

La altura dominante de la masa permanece inalterada por los tratamientos selvícolas, que no suelen afectar al estrato dominante, por lo que depende tan sólo de la edad de la masa y de la calidad de la estación, definida por el índice de sitio. Éste se determinó a partir del valor de la altura dominante y la edad de la masa, utilizando la ecuación desarrollada por Diéguez-Aranda et al. (2005).

La evolución del número de pies no se somete a restricción en el modelo, de modo que puede plantearse cualquier situación posible eligiendo los marcos de plantación y regímenes de clara que interesen, siempre que la evolución propuesta esté representada en las parcelas empleadas para ajustar el modelo.



**Figura 2.** Estructura de un modelo de árbol individual.

Para conocer el volumen total de la masa, así como la clasificación de volúmenes por tamaños, se pueden utilizar las tarifas de volumen total y maderable y la función de perfil de tronco desarrolladas por Castedo-Dorado et al. (2007a).

### 2.2.2. Modelización del perfil de copa

Los datos del perfil de copa de los 443 árboles medidos en campo se emplearon para ajustar tanto formas geométricas sencillas (elipse y cono) como modelos polinómicos y modelos matemáticos más complejos existentes en la bibliografía sobre modelización del perfil de copa (Kandler, 1986; Pretzsch, 1992; Baldwin y Peterson, 1997; Marshall et al., 2003; Rautiainen y Stenberg, 2005), diferenciando copa de luz y copa de sombra (por encima y por debajo del diámetro máximo de la copa, respectivamente).

La naturaleza jerárquica de los datos utilizados (mediciones repetidas sobre un mismo árbol) hizo necesario considerar la probable existencia de correlación entre los residuos de un mismo individuo. Una vez detectada su existencia, la autocorrelación se modelizó expandiendo el término del error con una estructura autorregresiva continua, CAR( $x$ ) (Zimmerman y Núñez-Antón, 2001), con el objetivo de realizar los ajustes bajo la hipótesis de independencia de residuos.

Para evaluar la presencia de autocorrelación y el orden de la estructura CAR( $x$ ) a utilizar, se inspeccionaron visualmente los gráficos de residuos frente a residuos con diferentes retrasos para cada perfil. La estructura del error CAR( $x$ ) se programó mediante el procedimiento MODEL del paquete estadístico SAS/ETS® (SAS Institute Inc., 2004a), que permite una actualización dinámica de los residuos.



### 2.2.3. Análisis de la influencia de la competencia en el crecimiento

Se analizaron dieciocho índices de competencia independientes ( $IC_{i1}$ - $IC_{i18}$ ) y once dependientes de la distancia entre pies ( $ICd_1$ - $ICd_{11}$ ) con los datos espaciales de las 44 parcelas en las que se dispuso de coordenadas  $x$ ,  $y$ .

Para analizar la influencia que los distintos índices de competencia tienen en el crecimiento en diámetro normal, sección normal y en altura de los árboles individuales, se establecieron, para cada una de las distintas combinaciones entre índices de competencia y criterios de selección de competidores, tres tipos de relaciones *crecimiento-índice de competencia*: lineal simple, exponencial y potencial.

La estimación de los parámetros del modelo lineal se realizó por mínimos cuadrados utilizando el procedimiento REG del programa SAS/STAT® (SAS Institute INC., 2004b). En el caso de los modelos no lineales se utilizó el procedimiento NLIN implementado en el mismo programa.

### 2.2.4. Modelización de las ecuaciones de crecimiento en sección normal y altura

Los datos utilizados en este estudio consisten en una muestra de diámetros y alturas obtenidos de diferentes parcelas. Algunas de estas parcelas fueron medidas dos y tres veces, por lo que se pueden llegar a considerar hasta tres niveles jerárquicos: parcela, árbol y período de crecimiento. Debido a esta estructura específica no se puede asumir que los errores sean independientes. Para abordar este problema, se utilizaron modelos mixtos no lineales, mediante el uso del procedimiento NLINMIX del paquete estadístico SAS/STAT® (SAS Institute Inc., 2004b).

Los modelos utilizados son una forma especial de diversas ecuaciones de crecimiento propuesta por Zeide (1993), en la que el crecimiento se divide en dos componentes: uno representa la tendencia intrínseca hacia un crecimiento ilimitado y el otro las restricciones al mismo. Para intentar mejorar la capacidad estimativa de estos modelos, se incluyeron diferentes variables de masa y de árbol que afectan a los dos componentes antes mencionados. Esta selección e inclusión se llevó a cabo mediante el método “Cp” implementado en el procedimiento REG del paquete estadístico SAS/STAT® (SAS Institute Inc., 2004b), considerando como variables dependientes los logaritmos naturales de los crecimientos en sección normal y altura. Este método busca los conjuntos de variables independientes que mejor predicen una variable dependiente mediante regresión lineal. Las alternativas con un factor de inflación de la varianza superior a 10 se rechazaron para evitar problemas de multicolinealidad (Myers, 1990; Kutner et al., 2004). Una vez seleccionados los modelos definitivos, se testaron diferentes combinaciones de parámetros susceptibles de expansión para ser mixtos (con una parte fija, común a toda la población y una componente aleatoria, específica para cada unidad

de muestreo). Estos modelos, en forma no lineal, se ajustaron mediante el procedimiento NLINMIX mencionado anteriormente.

### 2.2.5. Modelización de la ecuación de mortalidad

Para estimar la probabilidad de supervivencia anual se ajustó una función de respuesta binaria. Se utilizó la función logística, si bien se podría utilizar cualquier función de distribución acumulativa que predijese valores entre 0 y 1 (el rango potencial de probabilidades de supervivencia). Debido a que el intervalo de tiempo entre las mediciones efectuadas en las distintas parcelas no fue el mismo (3 años entre los inventarios 1 y 2 y 6 años entre los inventarios 2 y 3), se empleó una metodología especial propuesta por Flewelling y Monserud (2002) para obtener predicciones de probabilidad de supervivencia anual. Las estimaciones de los parámetros se obtuvieron utilizando el procedimiento NLIN del paquete estadístico SAS/STAT® (SAS Institute Inc., 2004b), mediante regresión no lineal para minimizar el logaritmo de la función de máxima verosimilitud de la ecuación analizada.

### 2.2.6. Comparación de modelos y validación global

La capacidad de ajuste de los modelos se evaluó mediante estadísticos de bondad de ajuste y gráficos de residuos. Se calcularon los siguientes estadísticos: el coeficiente de determinación ( $R^2$ ), la raíz del error medio cuadrático (REMC) y el criterio de información de Akaike (1974) (AIC). Aunque existen opiniones fundamentadas que plantean dudas en relación con el empleo del  $R^2$  en la selección de modelos, este estadístico da una idea bastante intuitiva de la variabilidad que explican; no obstante, nunca debe utilizarse como el único criterio para elegir el modelo que mejor predice entre un conjunto de modelos candidatos (Myers, 1990, p. 166). El estadístico REMC resulta útil porque está expresado en las mismas unidades que la variable dependiente, por lo que proporciona una idea del error medio que se comete con el modelo. El AIC es un criterio de selección que penaliza lo modelos con mayor número de parámetros, de acuerdo con el principio general de simplicidad científica (Peña, 2002, p. 570). Las expresiones de estos estadísticos son las siguientes:

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{i=n} (y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2} \quad [3]$$

$$\text{REMC} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{i=n} (y_i - \hat{y}_i)^2}{n - p}} \quad [4]$$

$$AIC = n \log \hat{\sigma}^2 + 2k \quad [5]$$

donde  $y_i$ ,  $\hat{y}_i$  e  $\bar{y}$  son respectivamente los valores observado, estimado y promedio de la variable dependiente;  $n$  es el número de observaciones utilizadas para ajustar el modelo;  $p$  es el número de parámetros a estimar;  $k = p + 1$  y  $\hat{\sigma}^2$  es el estimador de la varianza del error del modelo obtenido como:

$$\hat{\sigma}^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2}{n} \quad [6]$$

Además de los estadísticos descritos, una de las maneras más eficientes de evaluar la capacidad de ajuste de un modelo es la inspección visual, por lo que se analizaron los gráficos de residuos frente a valores predichos de los modelos ajustados. Estos gráficos son útiles para detectar posibles tendencias sistemáticas de los datos.

Por su parte, la comparación de los modelos de mortalidad se realizó mediante el cálculo de estadísticos específicos para funciones de respuesta binaria: el porcentaje de pares concordantes, el ratio de clasificaciones correctas, la generalización del coeficiente de determinación sugerida por Nagelkerke (1991), y el test de Hosmer-Lemeshow sobre bondad de ajuste (Hosmer y Lemeshow, 2000).

Una vez ajustados los diferentes componentes del modelo de crecimiento de árbol individual para las masas de *Pinus radiata* procedentes de repoblación en Galicia, se realizó una valoración global del mismo. En este sentido, es necesario tener en cuenta que ésta es generalmente complicada, debido a que los modelos suelen estar constituidos por muchos submodelos o funciones interconectadas, cada una de las cuales puede influir o ser influida por las restantes funciones (Huang et al., 2003). Por tanto, deben validarse tanto el modelo global como todos sus componentes, y cada paso de su diseño y construcción (Vanclay y Skovsgaard, 1997).

Por otra parte, la validación no es un procedimiento para clasificar modelos en correctos e incorrectos; simplemente es una manera de ayudar a decidir al usuario si es adecuado o no para sus necesidades. Aunque no existen estándares sobre la forma de validar los modelos utilizados en biometría forestal, generalmente se distingue entre validación cualitativa y cuantitativa (Vanclay, 1994; Soares y Tomé, 1997; Huang et al., 2003). La primera estudia la consistencia y el sentido biológico de cada componente del modelo y del modelo en su conjunto (Vanclay, 1994), es decir, si las variables que intervienen son lógicas, si los signos de los parámetros son los adecuados, si las extrapolaciones son razonables, etc. Los modelos que obtienen un buen resultado en esta validación cualitativa tienen mayor generalidad e inspiran mayor confianza a los usuarios (Burkhart, 1997). Por su parte, la validación cuantitativa generalmente se reduce a analizar la precisión y el sesgo que se comete con un modelo, mediante la validación, si

es factible, con un conjunto independiente de datos, si bien es posible realizar una validación más compleja mediante, por ejemplo, la realización de análisis de sensibilidad. Con respecto a los datos utilizados para la validación, algunos autores defienden la necesidad de contar con un conjunto independiente del empleado para el ajuste (Pretzsch et al., 2002b; Huang et al., 2003), aunque también se reconoce que si los datos utilizados en el ajuste se tomaron según un diseño de muestreo adecuado y el modelo se construyó sobre una base teórica con significado biológico, la calidad de los ajustes probablemente reflejará la calidad de las predicciones dentro de la misma población (Huang et al., 2003; Kozak y Kozak, 2003).

Finalmente se ha optado por realizar una comparación gráfica y numérica de las proyecciones hechas para los años entre inventarios, utilizando las 130 y las 51 parcelas que fueron remedidas en los inventarios 2 y 3 respectivamente, y que no habían sido sometidas a tratamientos selvícolas en el período entre inventarios. Para ello se utilizaron los estadísticos  $R^2$  y RMSE (este último sin tener en cuenta el número de parámetros  $p$ ), y se inspeccionaron los gráficos de valores predichos frente a valores reales para las variables área basimétrica por hectárea ( $G$ ) y número de pies por hectárea ( $N$ ).

La bondad de las estimaciones realizadas también se determinó mediante la comparación de la distribución diamétrica predicha con la distribución diamétrica observada. Para ello se utilizó el test de Kolmogorov-Smirnov, que está basado en la comparación entre la función de distribución predicha por el modelo que se propone y las frecuencias acumuladas de los datos muestrales.

Si los datos de la muestra son  $x_1, x_2, \dots, x_n$ , ordenados en orden creciente, se define la función  $S_n(x)$  mediante:

$$S_n(x) = \begin{cases} 0 & \text{si } x < x_1 \\ k/n & \text{si } x_k \leq x < x_{k+1} \\ 1 & \text{si } x \geq x_n \end{cases} \quad [7]$$

La función  $S_n$  es una función escalonada que representa la frecuencia relativa acumulada (o función de distribución muestral).

El estadístico de contraste viene dado por:

$$D_n = \max_x |S_n(x) - F(x)| \quad [8]$$

y la hipótesis nula se enuncia como:

$$H_0: \text{La función de distribución de la variable es } F(x)$$

El valor calculado se compara con el obtenido en una tabla que indica los valores críticos del estadístico de Kolmogorov-Smirnov para una muestra (Miller, 1956) en función del número de datos  $n$  y del nivel de significación  $\alpha$  escogido. Si  $D_n$  es mayor

que el valor  $D_{n,\alpha}$  de la tabla se rechaza la hipótesis nula de que la población de la cual proviene la muestra sigue la función de distribución ajustada.

Para la determinación de los valores de la tabla cuando el número de datos es superior a 100 se puede emplear la aproximación propuesta por Miller (1956):

$$D_{n,\alpha} = \sqrt{\frac{-\ln(\alpha/2)}{2n}} \quad [9]$$

Estos resultados se compararon con los obtenidos al aplicar el modelo dinámico de crecimiento existente para *Pinus radiata* en Galicia (Castedo-Dorado et al., 2007a).

Finalmente se calculó el error crítico ( $E_{crit.}$ , expresado como un porcentaje de la media observada), reordenando el estadístico de Freese (1960)  $\chi_n^2$ :

$$E_{crit.} = \frac{\sqrt{\tau^2 \sum_{i=1}^{i=n} (y_i - \hat{y}_i)^2} / \chi_{crit.}^2}{\bar{y}} \quad [10]$$

donde  $y_i$  es el valor observado,  $\hat{y}_i$  es su predicción con el modelo ajustado,  $\bar{y}$  es la media de los valores observados,  $\tau$  es el valor de la distribución normal estándar para un determinado nivel de probabilidad ( $\tau = 1,960$  para  $\alpha = 0,05$ ), y  $\chi_{crit.}^2$  se obtiene para  $\alpha = 0,05$  y  $n$  grados de libertad. Si el error máximo especificado expresado como un porcentaje de la media observada está dentro del límite del error crítico, el test  $\chi_n^2$  indicará que el modelo produce estimaciones no satisfactorias; en caso contrario, indicará que las estimaciones son aceptables.

El límite a considerar para la aceptación o rechazo de un modelo es una cuestión subjetiva y debe ser analizada en cada caso concreto. No obstante, Huang et al. (2003), basándose en la experiencia y en el tratamiento de diferentes modelos de crecimiento y producción, sugieren los siguientes umbrales:

- ✓ Si el error medio de la predicción está dentro de  $\pm 10\%$  del valor de la media observada al 95 % de probabilidad, el modelo resulta aceptable siempre y cuando la validación gráfica muestre tendencias razonables.
- ✓ Si el error medio de la predicción es mayor que  $\pm 10\%$ , pero menor que  $\pm 20\%$  del valor de la media observada, la aceptación o rechazo del modelo dependerá de las circunstancias específicas. Este es, por tanto, el intervalo de incertidumbre, siendo necesario el análisis de nuevos datos para adoptar una decisión firme.
- ✓ Si el error medio de la predicción es mayor que  $\pm 20\%$  del valor de la media observada, el modelo puede ser rechazado. Sin embargo, aún cuando se puede decir que los modelos que producen más de  $\pm 10\%$  de error son menos deseables, el nivel de aceptación o rechazo es algo subjetivo.

### 3. Resultados y discusión

Los resultados obtenidos tras el ajuste de cada uno de los modelos o sistemas que se han ido comentando dieron lugar a las funciones que componen el modelo de crecimiento de árbol individual. La descripción detallada de la metodología utilizada, las estimaciones de los parámetros y los estadísticos de comparación de cada función evaluada, así como los análisis gráficos para la elección de cada uno de los modelos y la discusión sobre los resultados que aportan, se pueden encontrar en los respectivos capítulos. A continuación se exponen los modelos seleccionados para cada componente del modelo.

#### 3.1. Perfil de copa

Entre las ecuaciones evaluadas para la descripción del perfil de copa de *Pinus radiata* en Galicia, se eligió un modelo combinado, formado por la elipse para la copa de sombra y el modelo de Pretzsch (1992) para la copa de luz:

$$CR_j = MCR \cdot \sqrt{1 - D_j^2 / L_o^2} \quad [11]$$

$$CR_i = MCR \cdot \left( \frac{CL - CH}{L_u} \right)^{0,4829} \quad [12]$$

donde  $CR_j$  es el radio de la copa de sombra en cada punto (m),  $MCR$  es el radio máximo de la copa (m),  $D_j$  es la distancia entre cada punto del radio de la copa de sombra y el radio máximo (m),  $L_o$  es la longitud de la copa de sombra (m),  $CR_i$  es el radio de la copa de luz en cada punto (m),  $CL$  es la longitud total de la copa viva del árbol (m),  $CH$  es la distancia entre cada punto del radio de la copa de luz y la base de la copa (m) y  $L_u$  es la longitud de la copa de luz (m).

Para la utilización de estos modelos se necesita conocer el valor de la altura total del árbol ( $h$ ), la altura de la base de la copa ( $HBLC$ ), el radio de copa máximo ( $MCR$ ) y la altura a la que se encuentra el radio de copa máximo ( $HMCR$ ). Estas variables pueden medirse directamente en campo para utilizarlas en los modelos, o estimarse mediante las siguientes ecuaciones desarrolladas en este estudio:

$$MCR = 0,06185 d^{1,185} e^{-0,009319 G - 0,009502 t} \quad [13]$$

$$HBLC = -3,265 - 0,1415 d + 0,5117 h + 0,1430 t + 0,1691 H_0 \quad [14]$$

$$HMCR = -4,757 - 0,08092 d + 0,6408 h + 0,1881 t + 0,998 SI \quad [15]$$

donde  $d$  es el diámetro normal (cm, a 1,3 m sobre el suelo),  $e$  es la base del logaritmo neperiano,  $G$  es el área basimétrica de la masa ( $m^2 ha^{-1}$ ),  $t$  es la edad de la masa (años),  $H_0$  es la altura dominante (m) y  $SI$  es el índice de sitio, definido como la altura dominante (m) que una masa alcanza a la edad de 20 años, y determinada mediante las curvas de calidad de estación desarrolladas para la especie (Diéguez-Aranda et al., 2005).

El modelo combinado de perfil de copa, utilizando las estimaciones de las variables  $MCR$ ,  $HBLC$  y  $HMCR$  que proporcionan las ecuaciones [13] a [15], se ha empleado para el cálculo de diversos índices de competencia que incluyen variables de copa en su formulación (p. ej., sección y volumen de la copa a una determinada altura). Estos índices se han usado en el capítulo II de esta tesis para analizar la influencia de la competencia en el crecimiento individual de *Pinus radiata*.

### 3.2. Influencia de la competencia en el crecimiento

Determinados índices de competencia independientes de la distancia ( $ICd_{10}$ ,  $ICd_{11}$  e  $ICd_9$ , ver capítulo II), propuestos por Biging y Dobbartin (1992), y que tienen en consideración el tamaño y la posición vertical de la copa de un árbol en relación a sus competidores, proporcionaron los mejores ajustes para el crecimiento en diámetro y sección normales, corroborando los resultados obtenidos por sus autores en masas mixtas de coníferas en California, para las que este tipo de índices mostró un comportamiento superior a otros índices de competencia clásicos, en los que se estima la competencia mediante el espaciamiento horizontal y la densidad. Estos índices obtuvieron valores del RMSE hasta un 5% inferiores que los mejores índices independientes de la distancia, al combinarlos con determinados criterios de selección de competidores. El gran inconveniente para el uso de estos índices es la necesidad de disponer de un modelo de predicción de la forma de la copa. En esta tesis se desarrolló este modelo en el capítulo I, y se utilizó posteriormente para el cálculo de los índices mencionados (por lo que estos índices presentan un error al no ser calculados directamente con variables reales). El modelo de perfil de copa tiene la limitación de necesitar medidas de la longitud y anchura de la copa para obtener estimaciones fiables del perfil de la misma, por ello se descartó el uso de estos índices en el posterior desarrollo del modelo de crecimiento de árbol individual. Además, con los mejores índices de competencia independientes de la distancia, se obtienen muy buenos resultados, con valores de RMSE un 5% superiores, como máximo, a los índices dependientes de la distancia antes mencionados.

A diferencia de lo que sucede con el crecimiento en diámetro y en sección normal, los índices de competencia dependientes de la distancia presentan peores resultados que los índices independientes de la distancia para el crecimiento en altura. De los índices

independientes de la distancia que mejores resultados proporcionaron, dos de ellos (IC<sub>i16</sub> e IC<sub>i18</sub>, ver capítulo II), propuestos por Biging y Dobbertin (1995), utilizan en su formulación variables de copa, concretamente el volumen de la misma. El índice IC<sub>i13</sub>, que es un ratio entre la sección normal y el área basimétrica, elevado al ratio entre el diámetro normal y el diámetro medio cuadrático, utiliza en su formulación variables de masa y de árbol, disponibles a partir de un inventario diamétrico tradicional, y presenta mejores resultados que los anteriores al utilizarlo en forma exponencial y potencial. Por esto, y debido a la dificultad de medición en campo de variables de copa, parece adecuado utilizar el índice IC<sub>i13</sub> en forma exponencial o potencial, en el desarrollo de un modelo de crecimiento en altura de árbol individual para la especie en el área de estudio.

### 3.3. Modelos de crecimiento en sección normal y altura

La parte fija de los modelos mixtos de incremento anual en sección normal y altura finalmente seleccionados es:

$$ig = 0,3674 d^{2,651} G^{-0,7540} e^{-0,05207 t - 0,05291 BALMOD - 102,0 BAR} \quad [16]$$

$$ih = 0,05287 h^{-0,5733} d^{0,5437} SI^{1,084} e^{-0,03242 t - 50,87 R_{BA-D}} \quad [17]$$

donde *ig* es el crecimiento anual en sección normal (cm<sup>2</sup>), *BALMOD* es el índice de competencia desarrollado por Schröder y Gadow (1999), *BAR* es el ratio sección normal-área basimétrica ( $BAR = g/G$ , donde *g* es la sección normal (m<sup>2</sup>)), *ih* es el crecimiento anual en altura (m) y *R<sub>BA-D</sub>* se obtiene como  $R_{BA-D} = (g/G)^{(d/D_g)}$  (siendo *D<sub>g</sub>* el diámetro medio cuadrático de la masa (cm)).

Estos modelos presentan una distribución adecuada de los residuos, así como un significado biológico de los parámetros correcto. Además, explican más de la mitad y más de un tercio de la variabilidad en el crecimiento anual en sección normal y altura, respectivamente.

### 3.4. Modelo de mortalidad

La ecuación logística que predice la probabilidad individual de supervivencia anual obtenida es:

$$P_s = \frac{1}{1 + e^{(-2,093 - 3,214 d/D_g - 0,001096 d^2 + 0,03703 G - 0,07873 H_0 + 0,3036 BALMOD)}} \quad [18]$$

donde todas las variables que se incluyen han sido definidas en las explicaciones de las ecuaciones [13] a [17].



Para la utilización de este modelo es necesaria la selección de un valor de corte o *cut-off*, de forma que si la probabilidad de supervivencia anual de un árbol es superior a ese *cut-off*, el árbol sobrevive al próximo período de crecimiento y viceversa.

El *cut-off* que maximizó el porcentaje de árboles correctamente clasificados (*CCR*) fue 0,55. Utilizando este valor se obtiene un *CCR* del 92,5%. La sensibilidad del modelo fue aproximadamente del 98% y la especificidad del 25%, lo que significa que el 98% de los árboles vivos y el 25% de los árboles muertos fueron clasificados correctamente. Sin embargo, se obtuvieron 392 (3,27%) árboles clasificados como muertos para el conjunto de la base de datos al final del período de crecimiento, que resulta claramente inferior al valor observado (8,38%). Utilizando un *cut-off* de 0,71, el modelo clasifica correctamente el 95% de los pies vivos y el 46% de los pies muertos, con un *CCR* del 91%, y un porcentaje de pies muertos al final del período de crecimiento del 8,22%, muy cercano al valor real. De cualquier forma, el valor final del *cut-off* debe ser elegido una vez que el modelo completo esté construido, puesto que la verificación de que la mortalidad total predicha es cercana a la observada debe ser parte de la validación de un modelo completo de crecimiento de árbol individual (Flewelling y Monserud, 2002).

### 3.5. Validación global del modelo

Para cada una de las 130 parcelas medidas en los inventarios 1 y 2 y las 51 parcelas medidas en los inventarios 2 y 3, se calcularon los valores predichos por el modelo de crecimiento de árbol individual a la edad del segundo y tercer inventarios para las variables área basimétrica (*G*) y número de pies por hectárea (*N*), utilizando como variables de partida las obtenidas a partir de las mediciones de los inventarios 1 y 2, respectivamente. Para ello se proyectó (tal como se explica en el apartado 2.2.1.) el crecimiento en sección normal y altura de los pies que sobreviven al período de crecimiento. Esta proyección se hizo año a año, que es la forma de funcionamiento del modelo desarrollado. Una vez que se decide qué árboles sobreviven al próximo período de crecimiento anual mediante la ecuación de mortalidad, se proyecta el crecimiento anual de éstos en sección normal y en altura y se calculan las nuevas variables (de masa y de competencia) que forman parte de los modelos y que son necesarias para proyectar al siguiente año. Este proceso se repitió para 3 años, en el caso de las parcelas medidas entre los inventarios 1 y 2, y 6 años en el caso de las parcelas medidas entre los inventarios 2 y 3. En lugar de utilizar un valor de corte o *cut-off* fijo para decidir qué árboles sobreviven y cuáles no al próximo período de crecimiento, se realizaron las simulaciones para todos los valores de corte entre 0 y 1, con el fin de obtener el valor de corte más adecuado, ya que el funcionamiento de la ecuación de mortalidad por si sola no tiene por qué ser el mismo que al combinarla con los modelos de crecimiento.

La tabla 2 muestra los valores del RMSE del modelo de crecimiento de árbol individual para las variables *G* y *N*, así como la comparación entre las distribuciones

diamétricas reales y las estimadas con dicho modelo. Los resultados se comparan con los valores de RMSE obtenidos al utilizar el modelo dinámico de crecimiento de masa existente para la especie en Galicia (Castedo-Dorado et al., 2007a) para proyectar estas variables en las 181 parcelas utilizadas para el desarrollo del modelo de árbol individual, que además incluye un módulo de desagregación y permite también por tanto generar la distribución diamétrica de la masa.

**Tabla 2.** Comparaciones entre los estadísticos obtenidos con el modelo de masa (Castedo-Dorado et al., 2007a) y con el modelo de árbol individual, para las variables de masa área basimétrica ( $G$ ,  $\text{m}^2\text{ha}^{-1}$ ) y número de pies por hectárea ( $N$ ).

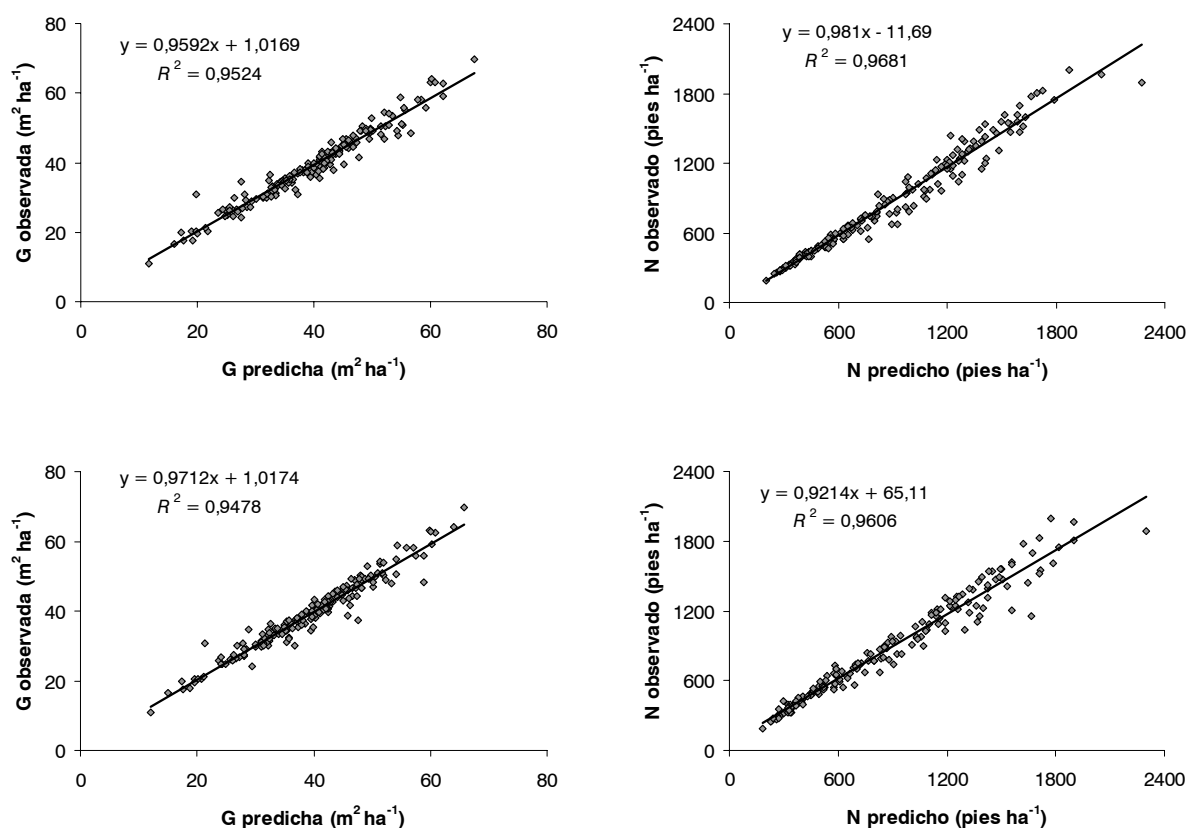
$\alpha$	<i>cut-off</i>	$n$ masa	RMSE $G$ masa	RMSE $N$ masa	$n$ árbol	RMSE $G$ árbol	RMSE $N$ árbol
0,05	0,8	25	2,360	95,24	8	2,451	97,95
	0,81				9	2,435	95,58
	0,82				13	2,414	91,62
	0,83				16	2,383	87,83
	0,84				18	2,367	85,69
	0,85				25	2,344	84,27
	0,86				28	2,315	82,14
	0,87				33	2,304	82,51
	0,88				35	2,299	85,08
	0,89				39	2,283	89,94
	0,90				46	2,290	97,98
0,20	0,8	64	2,360	95,24	22	2,451	97,95
	0,81				27	2,435	95,58
	0,82				29	2,414	91,62
	0,83				36	2,383	87,83
	0,84				37	2,367	85,69
	0,85				40	2,344	84,27
	0,86				43	2,315	82,14
	0,87				45	2,304	82,51
	0,88				52	2,299	85,08
	0,89				59	2,283	89,94
	0,90				60	2,290	97,98

$n$ : número de parcelas que no superan el test de Kolmogorov-Smirnov para el nivel de significación  $\alpha$ . En color gris claro se muestran los valores del modelo de árbol que superan el modelo de masa, y en color gris oscuro se muestran los valores de *cut-off* para los cuales se obtienen mejores resultados generales (para todas las variables) que con el modelo de masa.

Se observa que para un nivel de significación  $\alpha = 0,20$  del test de Kolmogorov-Smirnov (que es un valor más restrictivo que 0,05), el modelo de árbol individual consigue resultados ligeramente mejores que el modelo de masa desarrollado por Castedo-Dorado et al. (2007a) para la estimación del área basimétrica, y claramente mejores para la estimación del número de pies por hectárea, al utilizar un *cut-off* de 0,85.

Además, el número de parcelas que no superan el mencionado test es de 40 (22%), frente a 64 (35%) que no superan el test al utilizar el modelo de masa desagregado por clases diamétricas.

La figura 3 muestra la representación gráfica de los valores observados (ordenadas) frente a los valores predichos (abscisas) por el modelo de árbol individual y por el modelo de masa (Castedo-Dorado et al., 2007a) para las variables antes indicadas y un *cut-off* de 0,85. En ellas se observa que las estimaciones del modelo de árbol tienen una distribución adecuada alrededor de la diagonal 1:1. Además, el elevado valor de coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y los resultados del test  $F$  corroboran tal afirmación.



**Figura 3.** Representación del área basimétrica (izquierda) y del número de pies por hectárea (derecha) observados frente a los predichos por el modelo de árbol individual (primera fila) y por el modelo dinámico de masa (segunda fila) desarrollado por Castedo-Dorado et al. (2007a). En línea continua: recta ajustada; en línea punteada: diagonal  $x = y$ .

El sesgo de las estimaciones de área basimétrica y número de pies por hectárea, al utilizar un *cut-off* de 0,85, fue de  $-0,6 \text{ m}^2 \text{ha}^{-1}$  y  $-28 \text{ pies ha}^{-1}$ , lo que representa un 1,53% y un 3,35% con respecto a los correspondientes valores medios de las variables.

Por otra parte, el error crítico calculado para el modelo de árbol individual indica unos valores del 10,8% para las estimaciones de área basimétrica y de un 18,0% para las del número de pies por hectárea cuando se utiliza un valor de corte de 0,85. Estos errores no

superan en ningún caso el 20%, límite máximo que se suele considerar para rechazar un modelo en el campo forestal (Huang et al., 2003).

Otra prueba más de la fiabilidad del modelo es el hecho de que más del 86% de las parcelas superaron el test de Kolmogorov-Smirnov para la función de distribución diamétrica utilizando una probabilidad asociada de 0,05 y un valor de corte para la función de mortalidad (*cut-off*) de 0,85.

## 4. Referencias

- Akaike, H., 1974. A New Look at the Statistical Model Identification. IEEE Transaction on Automatic Control, AC-19, 716–723.
- Álvarez González, J.G., Castedo-Dorado, F., Ruiz González, A.D., López Sánchez, C.A., Gadow, K.v., 2004. A two-step mortality model for even-aged stands of *Pinus radiata* D. Don in Galicia (Northwestern Spain). Ann. For. Sci. 61, 439–448.
- Assmann, E., 1970. The principles of Forest Yield Study. Pergamon Press, Oxford, New York, 506 pp.
- Baldwin, C.V. Jr., Peterson, K.D., 1997. Predicting the crown shape of loblolly pine trees. Can. J. For. Res. 27, 102–107.
- Beekhuis, J., 1966. Prediction of yield and increment in *Pinus radiata* stands in New Zealand. N.Z. Forest Service, FRI Tech. Pap. 49, 39 p.
- Biber, P., Herling, H., 2002. Modellierung der Verjüngungsdynamik als Bestandteil von einzenlbaumorientierten Waldwachstumsmodellen. Tagungsbericht der Sektion Ertragskunde des DVFFA, Jahrestagung 2002, 13-15 Mai, Schwarzburg, pp. 194–216.
- Biging, G.S., Dobbertin, M., 1992. A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. For. Sci. 38 (3), 695–720.
- Biging, G.S., Dobbertin, M., 1995. Evaluation of competition indices in individual tree growth models. For. Sci. 41(2), 360–377.
- Burkhart, H.E., 1997. Development of empirical growth and yield models. En: Amaro, A., Tomé, M. (Eds.), Empirical and process-based models for forest, tree and stand growth simulation. Oeiras (Portugal), 21-27 September 1997, Edições Salamandra, pp. 517–533.
- Burkhart, H.E., 2003. Suggestions for Choosing an Appropriate Level for Modelling Forest Stands. En: Amaro, A., Reed, D., Soares, P. (Eds.), Modelling Forest Systems. CAB International, Wallingford, UK, pp. 3–10.
- Burkhart, H.E., Farrar, K.D., Amateis, R.L., Daniels, R.F., 1987. Simulation of individual tree growth and stand development in loblolly pine plantations on cutover, site-prepared areas. Publ. FWS-1-87. Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, Virginia, 47 pp.
- Calama, R., Montero, G., 2005. Multilevel linear mixed model for tree diameter increment in stone pine (*Pinus pinea*): a calibrating approach. Silva Fenn. 39(1), 37–54.
- Candy, S.G., 1989. Growth and yield models for *Pinus radiata* in Tasmania. N.Z.J. For. Sci. 19(1), 112–133.

- Castedo-Dorado, F., 2004. Modelo dinámico de crecimiento para las masas de *Pinus radiata* D. Don en Galicia. Simulación de alternativas selvícolas con inclusión del riesgo de incendio. Tesis Doctoral. E.P.S. Lugo. Universidad de Santiago de Compostela.
- Castedo-Dorado, F., Diéguez-Aranda, U., Barrio, M., Sánchez, M., Gadow, K.v., 2006. A generalized height-diameter model including random components for radiata pine plantations in northwestern Spain. *For. Ecol. Manage.* 229, 202–213.
- Castedo-Dorado, F., Diéguez-Aranda, U., Álvarez-González, J.G., 2007a. A growth model for *Pinus radiata* D. Don stands in north-western Spain. *Ann. For. Sci.* 64, 453–465.
- Castedo-Dorado, F., Diéguez-Aranda, U., Barrio-Anta, M., Álvarez-González, J.G. 2007b. Modelling stand basal area growth for radiata pine plantations in Northwestern Spain using the GADA. *Ann. For. Sci.* 64, 609–619.
- Castilla, G., Prieto, A., 1992. Desarrollo y utilización de un simulador de producción de madera para masas de *P. radiata* en el País Vasco. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.* 1(2), 189–209.
- Chauchard, L.M., 2001. Crecimiento y producción de repoblaciones de *Pinus radiata* D. Don en el Territorio Histórico de Guipúzcoa (País Vasco). Tesis doctoral nº 40. Departamento de Agricultura y Pesca del Gobierno Vasco. 173 pp.
- Chauchard, L., Sbrancia, R., 2005. Funciones de razón para la estimación de los volúmenes maderables de Pino radiata en el País Vasco. *Invest. Agrar.: Sist. Recur. For.* 14 (2), 185–194.
- Clutter, J.L., Fortson, J.C., Pienaar, L.V., Brister, G.H., Bailey, R.L., 1983. *Timber management: a quantitative approach*. John Wiley & Sons, New York.
- Daniel, P.W., Helms, U.E., Baker, F.S., 1979. *Principles of Silviculture*. McGraw-Hill, New York.
- Dans, F., Fernández de Ana, F., Romero, A., Castro, A., Molina, F., Rojo, A., Sánchez, F., 1999. *Manual de silvicultura del pino radiata en Galicia*. Escola Politécnica Superior de Lugo y Asociación Forestal de Galicia, 199 p.
- Davis, L.S., Johnson, K.N., Bettinger, P.S., Howard, T.E., 2001. *Forest management: to sustain ecological, economic and social values*. McGraw-Hill Series in Forest Resources, New York, 804 pp.
- DGCN, 1998. Segundo inventario forestal nacional, 1986-1996. España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Diéguez-Aranda, U., Burkhart, H.E., Rodríguez-Soalleiro, R., 2005. Modeling dominant height growth of radiata pine (*Pinus radiata* D. Don) plantations in north-western Spain. *For. Ecol. Manage.* 215, 271–284.
- Dzierzon, H., Mason, E.G., 2006. Towards a nationwide growth and yield model for radiata pine plantations in New Zealand. *Can. J. For. Res.* 36(10), 2533–2543.
- Echeverría, I., 1942. Ensayo de tablas de producción del *Pinus insignis* en el norte de España. Boletines del IFIE nº 22, Madrid, 67 pp.
- Echeverría, I., De Pedro, S., 1956. “*Pinus insignis*”, crecimiento y producción en el norte de España, y aplicación a la elaboración de la pasta de celulosa. I.F.I.E. Madrid.
- Eldridge, K.G., 1997. Genetic Resources of Radiata Pine in New Zealand and Australia, en Burdon, R.D., Moore, J.M. (Eds.), *Genetics of radiata pine*. Proceeding of Conference 1-4 December 1997, IUFRO Working Party S2.02.19, *Pinus radiata* provenances and breeding, Rotorua (Nueva Zelanda), FRI-Bulletin No. 203: 26–41.

- Erviti, J.J., 1991. Desarrollo de modelos de crecimiento y producción de las masas forestales de *Pinus halepensis* Mill. En España. Tesis Doctoral. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Universidad Politécnica de Madrid, 319 pp. (Inédito).
- Espinel, S., Cantero, A., Sáenz, D., 1997. Un modelo de simulación para rodales de *Pinus radiata* D. Don en el País Vasco. En: Puertas, F., Rivas, M. (Eds.), Actas del II Congreso Forestal Español – Irati 97. Pamplona, 23-27 junio 2001. Mesa 3, Tomo 3, pp. 201–206.
- Ferguson, I.S., Leech, J.W., 1976. Stand dynamics and density in radiata pine plantations. N.Z.J. For. Sci. 6, 443–454.
- Flewelling, J.W., Monserud, R.A., 2002. Comparing methods for modelling tree mortality. USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-25, 168–177.
- Freese, F., 1960. Testing accuracy. For. Sci. 6(2), 139–145.
- Fundación Chile, 2003. Simulador de crecimiento para pino radiata y eucalipto. Publicado en Internet, disponible en [www.simuladores.cl](http://www.simuladores.cl)
- Gadow, K.v., Hui, G., 1999. Modelling Forest Development, Kluwer Academic Publishers.
- Gadow, K.v., Real, P., Álvarez, J.G., 2001. Modelización del crecimiento y la evolución de los bosques. IUFRO World Series vol. 12, Viena, 242 pp.
- García, O., 1974. Sobre modelos matemáticos de rodal. Informe Técnico 48, Instituto Forestal, Chile, 19 pp.
- García, O., 1979. Modelling stand development with stochastic differential equations. En: Elliot, D.E. (Ed.), Mensuration for management planning of exotic forest plantations. Rotorua, New Zealand, N.Z. Forest Service, FRI Symposium nº 20, pp. 315–334.
- García, O., 1988. Growth modelling – a (re)view. N.Z. For. 33(3), 14–17.
- García, O., 1994. The state-space approach in growth modelling. Can. J. For. Res. 24, 1894–1903.
- García, O., 2003. Dimensionality reduction in growth models: an example. Forest biometry, Modelling and Information Sciences 1, 1–15.
- Golser, M., Hasenauer, H., 1997. Predicting juvenile tree height growth in uneven-aged mixed species stands in Austria. For. Ecol. Manage. 97, 133–146.
- Goulding, C.J., 1994. Development of growth models for *Pinus radiata* in New Zealand – experience with management and process models. For. Ecol. Manage. 69, 331–343.
- Hasenauer, H., 1994. Ein Einzelbaumwachstums-Simulator für ungleichaltrige Fichten-Kiefern- und Buchen-Fichtenmischbestände. Forstliche Schriftenreihe Universität für Bodenkultur, Wien, 152 p.
- Hasenauer, H., 2000. Die simultanen Eigenschaften von Waldwachstumsmodellen. Parey, Berlin, 131 pp.
- Hasenauer, H., 2005. Concepts within tree growth modeling. En: Hasenauer, H. (Ed.), Sustainable Forest Management. Growth Models for Europe. Springer-Verlag, Berlin, pp. 3–17.
- Hasenauer, H., Kindermann, G., 2002. Methods for assessing regeneration establishment and height growth in uneven-aged mixed species stands. Forestry 75, 385–394.
- Hasenauer, H., Kindermann, G., Merkl, D., 2000. Zur Schätzung der Verjüngungssituation in Mischbeständen mit Hilfe Neural Netze. Forstw. Cbl. 119, 350–366.

- Hasenauer, H., Merkl, D., Weingartner, M., 2001. Estimating tree mortality of Norway spruce with neural networks. *Adv. Environ. Res.* 5, 405–414.
- Hosmer, D.W., Lemeshow, S., 2000. *Applied logistic regression*. John Wiley & Sons, New York.
- Huang, S., Yang, Y., Wang, Y., 2003. A critical look at procedures for validating growth and yield models. In: Amaro, A., Reed, D., Soares, P. (Eds.), *Modelling forest systems*, CAB International, Wallingford, UK. pp. 271–293.
- Hummel, F.C., Locke, G.M., Jeffers, J.N., Christie, J.M., 1959. Code of sample plot procedure. *Forestry Commission Bulletin* nº 31, 114 p.
- Hussein, K.A., Albert, M., Gadow, K.v., 2000. The crown window-a simple device for measuring tree crowns. *Forstw. Cbl.* 119, 43–50.
- IKT, 2003. Tablas de producción de selvicultura variable para repoblaciones de pino insignes en el País Vasco. Borrador para discusión. Nota técnica, 8 pp.
- Kahn, M., Pretzsch, H., 1997. Das Wachstumsmodell SILVA 2.1-Parametrisierung für rein- und Michbestände aus Fichte und Buche. *Allg. Forst. Jagdz.* 168(6/7), 115–123.
- Kandler, G., 1986. Ermittlung von bestandesparametern als Eingangsgrößen für Interzeptionsmodelle mit Hilfe aerophotogrammetrischer Verfahren. *Mitteilungen der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Baden- Württemberg*, Nr. 127.
- Kindermann, G., Hasenauer, H., Gasch, J., 2002. Ankommen und Wachstum von Naturverjüngung in Michbeständen. *Centrabl.f.d.ges.Forstw.* 119, 159–186.
- Kozak, A., Kozak, R., 2003. Does cross validation provide additional information in the evaluation of regression models? *Can. J. For. Res.* 33, 976–987.
- Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J., Neter, J., 2004. *Applied Linear Regression Models* (Fourth ed.). McGraw-Hill/Irwin.
- Lavery, P.B. 1986. Plantation forestry with *Pinus radiata*. Review papers. Papers nº 12. School of forestry. University of Canterbury, Christchurch, New Zealand.
- Lavery, P.B., Mead, D.J., 1998. *Pinus radiata*: a narrow endemic from North America takes on the world. En: Richardson, D.M. (Ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, pp. 432–449.
- Leech, J.W., Ferguson, I.S., 1981. Comparison of yield models for unthinned stands of radiate pine. *Aust. For. Res.* 11, 231–245.
- Lewis, E.R., 1954. Yield of unthinned *Pinus radiata* in New Zealand. N.Z. Forest Service, FRI For. Res. Notes 1(10), 19 p.
- López, C.A., Gorgoso, J.J., Castedo, F., Rojo, A., Rodríguez, R., Álvarez, J.G., Sánchez, F., 2003. A height-diameter model for *Pinus radiata* D. Don in Galicia (Northwest Spain). *Ann. For. Sci.* 60, 237–245.
- Mabvurira, D., Miina, J., 2002. Individual-tree growth and mortality models for *Eucalyptus grandis* (Hill) Maiden plantations in Zimbabwe. *For. Ecol. Manage.* 161, 231–245.
- Macdonald, P.M. y Laacke R. J. 1990. *Pinus radiata* D. Don. In Burns, R. M. y Honkala, B. H. (tech. coords.) *Silvics of North America: 1 Conifers*, pp. 433–441. *Agricultural Handbook* 654, U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC, Vol. 1.
- Madrigal, A., 1991. Tablas de producción. En: *Seminario sobre inventario y ordenación de montes. Valsain (Segovia)*, vol. II, pp. 32–70.

- Madrigal, A., Toval, G., 1975. Tablas de producción, cubicación y tarifas de *Pinus radiata* D. Don en las Provincias Vascongadas. Dirección General de Producción Agraria, Ministerio de Agricultura, Madrid, 75 pp.
- Madrigal, A., Puertas, F., Martínez-Millán, F.J., 1992. Tablas de producción para *Fagus sylvatica* L. en Navarra. Serie Agraria nº 3. Departamento de Agricultura, Ganadería y Montes, Gobierno de Navarra, Pamplona, 122 pp.
- Madrigal, A., Álvarez, J.G., Rodríguez, R., Rojo, A., 1999. Tablas de producción para los montes españoles. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid, 251 pp.
- Marshall, D.D., Johnson, G.P., Hann, D.W., 2003. Crown profile equations for stand-grown western hemlock trees in northwestern Oregon. Can. J. For. Res. 33, 2059–2066.
- Martínez Millán, F.J. y Madrigal, A. 1982. Influencia de la competencia en el crecimiento en sección. Comunicaciones INIA. Serie Recursos Forestales nº 13.
- Miller, L.H., 1956. Tables of percentage points of Kolmogorov statistics. Journal of the American Statistical Association 51, 111–121.
- MIMAM, 2003. Mapa Forestal de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza. Ministerio de Medio Ambiente.
- Mitscherlich, G., 1971. Wald, Wachstum und Umwelt – Waldklima und Wasserhaushalt. J.D. Sauerländer's Verlag.
- Mitscherlich, G., 1975. Wald, Wachstum und Umwelt – Boden, Luft und Produktion. J.D. Sauerländer's Verlag.
- Monserud, R.A., 1975. Methodology for simulating Wisconsin northern hardwood stand dynamics. Ph.D. Thesis. University of Wisconsin, Madison, 156 pp.
- Monserud, R.A., Ek, A.R., 1977. Predicting of understory tree height growth in northern hardwood stands. For. Sci. 23, 391–400.
- Monserud, R.A., Sterba, H., 1996. A basal area increment model for individual trees growing in even- and uneven-aged forest stands in Austria. For. Ecol. Manage. 80(1-3), 57–80.
- Monserud, R.A., Sterba, H., 1999. Modeling individual tree mortality for Austrian forest species. For. Ecol. Manage. 113, 109–123.
- Muñoz, P., 1985. Alternativas selvícolas en la producción del *Pinus radiata* D. Don. Tesis doctoral. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Universidad Politécnica de Madrid, 185 pp. (Inédito).
- Munro, D.D., 1974. Forest growth models –a prognosis. En: Fries, J. (Ed.), Growth models for tree and stand simulation, Proceedings of IUFRO meeting Sr.01.04, Royal College of Forestry, Stockholm, pp. 7–21.
- Myers, R.H., 1990. Classical and Modern Regression with Applications (Second Ed.). Duxbury Press, Belmont, CA.
- Nagel, J., 1995. BWERT: Programm zur Bestandesbewertung un zur Prognose des Bestandesentwicklung. Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten, Sektion Ertragskunde, 29–31 Mai, Joachimsthal, pp. 184–198.
- Nagel, J., Albert, M., Schmidt, M., 2002. Das waldbauliche Prognoseund Entscheidungsmodell BWINPro 6.1. Forst. u Holz. 57, 486–493.
- Nagelkerke, N.J.D., 1991. A note on a general definition of the coefficient of determination. Biometrika 78, 691–692.



- Neter, J., Maynes, S.E., 1970. On the appropriateness of the correlation coefficient with a 0, 1 dependent variable. J. Am. Stat. Assoc. 65(350), 501–509.
- Newnham, R.M., 1964. The development of a stand model for Douglas-fir. Ph.D. Thesis. University of British Columbia, Vancouver, 201 pp.
- O’Hehir, J.F., Leech, J.W., Lewis, N.B., 2000. The evolution of growth and yield models for South Australian radiata pine plantations. Aust. For. 63(3), 159–165.
- Palahí, M., Pukkala, T., Miina, J., Montero, G., 2003. Individual-tree growth and mortality models for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in north-east Spain. Ann. For. Sci. 60, 1–10.
- Peña, D., 2002. Regresión y diseño de experimentos. Alianza Editorial, Madrid, 744 pp.
- Pinjuv, G.L., 2006. Hybrid forest modelling of *Pinus radiata* D. Don in Canterbury, New Zealand. Ph.D. Thesis. University of Canterbury, Canterbury, 198 pp.
- Pretorius, H.M., 1993. Compass growth model design for HSS. Unpublished Report. SAFCOL Ltd., Pretoria, 27 pp.
- Pretzsch, H., 1992. Konzeption und Konstruktion von Wuchsmodellen für Rein- und Mischbestände. Forstliche Forschungsberichte München, 115. Forstwissenschaftliche Fakultät der Universität München und der Bayer, Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt, München, 358 pp.
- Pretzsch, H., 2001. Modellierung des Waldwachstums. Parey, Berlin, 341 pp.
- Pretzsch, H., Biber, P., Dursky, J., 2002a. The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. For. Ecol. Manage. 162, 3–21.
- Pretzsch, H., Biber, P., Dursky, J., Gadow, K.v., Hasenauer, H., Kändler, G., Kenk, G., Kublin, E., Nagel, J., Pukkala, T., Skovsgaard, J.P., Södtke, R., Sterba, H., 2002b. Recommendations for standardized documentation and further development of forest growth simulators. Forstw. Cbl. 121(3), 138–151.
- Pukkala, T., 1988. Studies on the effect of spatial distribution of trees on the diameter growth of Scots pine. Publications in Science No. 13, University of Joensuu.
- Pukkala, T., 1989. Predicting diameter growth in an even-aged Scots pine stand with a spatial and a non spatial model. Silva Fenn. 23, 101–116.
- Pukkala, T., Kolström, T., 1992. A stochastic spatial regeneration model for *Pinus sylvestris*. Scand. J. For. Res. 7, 377–385.
- Rautiainen, M., Stenberg, P., 2005. Simplified tree crown model using standard forest mensuration data for Scots pine. Agr. For. Met. 128, 123–129.
- Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E., 1987. Biology of plants. Worth Publishers Inc.
- Ribbens, E., Silander, J.A. Jr., Pacala, S.W., 1994. Seedling recruitment in forest: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. Ecology 75(6), 1794–1806.
- Rodríguez, R., Sánchez, F., Gorgoso, J., Castedo, F., López, C., Gadow, K.v., 2002. Evaluating standard treatment options for *Pinus radiata* plantations in Galicia (north-western Spain). Forestry 75(3), 273–284.
- Sánchez, F., 2001. Estudio de la calidad de estación, crecimiento, producción y selvicultura de *Pinus radiata* D. Don en Galicia. Tesis doctoral. E.P.S. Lugo. Universidad de Santiago de Compostela.

- Sánchez, F., Rodríguez, R., Rojo, A., Álvarez, J.G., López, C.A., Gorgoso, J.J., Castedo, F., 2003. Crecimiento y tablas de producción de *Pinus radiata* D. Don en Galicia. Invest. Agr.: Sist. Recur. For. 12(2), 65–83.
- Sánchez-González, M., del Río, M., Cañellas, I., Montero, G., 2006. Distance independent tree diameter growth model for Cork oak stands. For. Ecol. Manage. 225, 262–270.
- SAS Institute Inc., 2004a. SAS/ETS® 9.1 User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- SAS Institute Inc., 2004b. SAS/STAT® 9.1 User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Schröder, J., 2000. Comparison of a spatial and non-spatial model for predicting basal area increment of individual Maritime pine trees in Galicia. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie der Georg-August-Universität, Göttingen.
- Schröder, J., Gadow, K.v., 1999. Testing a new competition index for maritime pine in north-western Spain. Can. J. For. Res. 29, 280–283.
- Schweiger, J., Sterba, H., 1997. A model describing natural regeneration recruitment of Norway spruce (*Picea abies* L.) in Austria. For. Ecol. Manage. 97, 107–118.
- Scott, C. W., 1960. Radiata Pine as an Exotic. Unasylva, 14(1).
- Soares, P., Tomé, M., 1997. A comparative evaluation of three growth models for eucalypt plantation management in coastal Portugal. En: Amaro, A., Tomé, M. (Eds.), Empirical and process-based models for forest, tree and stand growth simulation. Oeiras (Portugal), 21-27 September 1997, Edições Salamandra, pp. 517–533.
- Stage, A.R., 1973. Prognosis model for stand development. USDA For. Serv., Res. Pap. INT-137, 32 pp.
- Sterba, H., 1983. Single stem models from inventory data with temporary plots. Mitt Forstl Bundesversuchsanstalt Wien 147, 87–101.
- Sterba, H., Moser, M., Hasenauer, H., Monserud, R.A., 1995. PROGNAUS ein abstandsunabhängiger Wachstumssimulator für ungleichaltrige Michbestände. Deutscher Verband Forstliche Forschungsanstalten – Sektion Ertragskunde, Eberswalde/Berlin, pp. 173–183.
- Trasobares, A., Pukkala, T., Miina, J., 2004a. Growth and yield model for uneven-aged mixtures of *Pinus sylvestris* L. and *Pinus nigra* Arn. in Catalonia, north-east Spain. Ann. For. Sci. 61, 9–24.
- Trasobares, A., Tomé, M., Miina, J., 2004b. Growth and yield model for *Pinus halepensis* Mill. in Catalonia, north-east Spain. For. Ecol. Manage. 203, 49–62.
- Valsta, L.T., 1993. Stand Management optimization based on growth simulators. The Finnish Forest Research Institute, Research Papers 453.51 + 81 pp.
- Van Deusen, P.C., Biging, G.S., 1985. STAG a stand generator for mixed species stands. Version 2.0. Res. Note 11. Northern California Forest Yield Cooperative, Department of Forestry and Research Management, University of California, Berkeley, 25 pp.
- van Laar, A., Akça, A., 1997. Forest mensuration. Cuvillier, Göttingen.
- Vanclay, J.K., 1994. Modelling forest growth and yield: application to mixed tropical forests. CAB International, Wallingford, UK, 312 pp.
- Vanclay, J.K., Skovsgaard, J.P., 1997. Evaluating forest growth models. Ecol. Model. 98, 1–12.

- Wensen, L.C. Koehler, J.R., 1985. A tree growth projection system for northern California coniferous forest. Res. Note 12. Northern California Forest Yield Cooperative, Department of Forestry and Research Management, University of California, Berkeley, 30 pp.
- Wykoff, W.R., 1990. A basal area increment model for individual conifers in the northern Rocky Mountains. For. Sci. 36(4), 1077–1104.
- Wykoff, W.R., Crookston, N.L., Stage, A.R., 1982. User's guide to the Stand Prognosis Model. USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. INT-133, 112 pp.
- Xunta de Galicia, 1992. Plan Forestal de Galicia. Memoria General. Consellería de Agricultura, Gandería e Montes, 651 pp.
- Xunta de Galicia, 2001. O monte galego en cifras. Dirección Xeral de Montes e Medio Ambiente Natural, Consellería de Medio Ambiente.
- Zeide, B., 1993. Analysis of growth equations. For. Sci. 39(3), 594–616.
- Zhao, W., 1999. Growth and yield modelling of *Pinus radiata* in Canterbury, New Zealand. Forestry thesis for PhD, School of Forestry, University of Canterbury, Canterbury, 192 pp.
- Zimmerman, D.L., Núñez-Antón, V., 2001. Parametric modelling of growth curve data: An overview (with discussion). Test 10(1), 1–73.

# Desarrollo de un modelo de perfil de copa para *Pinus radiata* D. Don en Galicia

## Resumen

En este trabajo se desarrolla un modelo de perfil de copa para el pino radiata (*Pinus radiata* D. Don) en Galicia. Para ello se utilizaron datos de 443 árboles seleccionados en 56 parcelas de investigación que la *Unidade de Xestión Forestal Sostible* (UXFS) de la Universidad de Santiago de Compostela mantiene en plantaciones de dicha especie en Galicia. En cada parcela se midieron dos perfiles de copa en ocho árboles, utilizando para ello un método visual basado en la simetría de triángulos. Se probaron tanto formas geométricas sencillas como modelos matemáticos más complejos para describir el perfil de la copa. Además, como los modelos de perfil de copa generalmente requieren el uso de variables que no son fáciles de medir en campo (o cuya medición resulta excesivamente costosa), se desarrollaron modelos para estimar el diámetro máximo de copa y la longitud de la misma, usando otras variables de árbol y de masa de sencilla obtención. Finalmente se propone un modelo combinado, que utiliza una elipse para la copa de sombra y el modelo de Prestzsch (1992) para la copa de luz. El modelo explica el 94% de la variabilidad en el radio de copa, con un error medio de 0,18 m.

**Palabras clave:** modelización, competencia, plantaciones, copa de luz, copa de sombra.

## Summary

A crown taper equation was developed for radiata pine (*Pinus radiata* D. Don) in Galicia. Data from 443 trees located in 56 permanent plots established by the *Unidade de Xestión Forestal Sostible* (UXFS) of the University of Santiago de Compostela in plantations of this species in the region, were used. In each plot eight trees were measured by a visual method based on triangle similarity. Both simple geometric shapes and mathematical equations were used to describe the crown profiles. As crown taper models usually require variables that are not easy to measure (or that take a long time to measure), models for estimating maximum crown diameter and crown length were developed with other easily measured tree and stand variables. Finally, a combined model, which consists of an ellipse for the shade crown and the Pretzsch's model (1992) for the light crown, was proposed. The model explained 94% of the variability in crown radius with a mean error of 0.18 m.

**Key words:** modelling, competence, plantations, light crown, shade crown.

## 1. Introducción

La copa de los árboles juega un papel esencial en su desarrollo al ser la parte en la que tienen lugar algunos de los procesos fisiológicos que dan lugar al crecimiento del individuo: fotosíntesis, respiración y transpiración. La forma de la copa y la distribución espacial de las ramas y las hojas o acículas modifican el microclima interno de ésta y afectan a los procesos antes mencionados a través de la intercepción de la precipitación y la utilización de la energía radiante (Grace et al., 1987). La longitud y el ancho de la copa están relacionadas con el índice de área foliar (Hann y Hanus, 2004), que constituye una medida de la capacidad fotosintética de cada árbol. El tamaño de la copa no sólo afecta la tasa de crecimiento sino también a la calidad de la madera, al influir en la conicidad del fuste y en la distribución de las ramas muertas y vivas (Colin y Houllier, 1992; Fahlvik et al., 2005). El tamaño de la copa afecta asimismo a la capacidad de producción de semilla y al grado de luz que alcanza el subpiso, y por tanto a la regeneración de la masa (Hale, 2004). Por tanto, una adecuada descripción y caracterización de las copas, mediante el desarrollo de modelos específicos, es un paso fundamental para la realización de simulaciones de la evolución de los árboles individuales y del rodal en su conjunto.

La modelización de la forma y la estructura de la copa tiene en el ámbito forestal tres líneas de interés directo para la gestión:

1. Las dimensiones de la copa condicionan los procesos de competencia, permiten evaluar índices de competencia y sirven de ayuda en la selección de pies a extraer en claras, con un objetivo de optimización del crecimiento a nivel de árbol individual. Este aspecto es el que, de forma directa, se desarrollará en este capítulo.
2. Las dimensiones de la copa condicionan la posibilidad de rotura o derribo de los árboles por efecto del viento, debido a su influencia en la conicidad del fuste y en el empuje provocado por el viento. El modelo más frecuentemente empleado para este fin, Forest GALES (Gardiner et al., 2004), emplea la longitud de copa y su anchura máxima como variables de entrada para determinar el momento flector en función de la velocidad del viento, lo que obliga a su estimación mediante modelos (Gardiner, 2000; Cucchi et al., 2005).
3. La forma de la copa, en especial la altura de las ramas muertas o vivas, y su densidad son variables importantes en los modelos de predicción del comportamiento del fuego y de riesgo de fuegos de copas (Fernandes y Rigolot, 2007). En particular, la aplicación de claras por lo alto puede no ser una opción adecuada, al quedar combustibles escalera, es decir, combustibles de transición entre fuegos de superficie y fuegos de copa, que pueden producir fuegos de copa.

Puede definirse la competencia como el efecto negativo que un organismo ejerce sobre otro debido al consumo o al control que realiza sobre el acceso a un determinado recurso (luz, agua o nutrientes) de disponibilidad limitada (Keddy, 1989). Uno de los efectos de la competencia que más afecta al crecimiento de un árbol es la interacción espacial con otros árboles (Gadow et al., 2001). Un índice de competencia para un árbol individual estima la competencia total que afecta a su crecimiento (Biging y Dobbertin, 1992). Tradicionalmente la competencia se ha evaluado mediante el espaciamiento horizontal y la densidad de la masa. Sin embargo, la luz es un recurso de distribución vertical, cuya interceptación está relacionada con el área de copa individual y la estructura del dosel arbóreo (Hatch et al., 1975; Doyle, 1983). La capacidad estructural de un árbol para interceptar la luz disponible ha demostrado ser importante en la dinámica de masas mixtas de frondosas (Doyle, 1983). Biging y Dobbertin (1992, 1995) desarrollaron varias formas de medir la competencia en coníferas que tienen en consideración el tamaño y la posición vertical de la copa de un árbol en relación a sus competidores. Estos parámetros de tamaño y posición de la copa fueron desarrollados por Biging y Wensel (1990) y son: el volumen total de la copa (y el acumulado hasta una cierta altura), la superficie exterior de la copa (y la acumulada hasta una cierta altura) y la superficie en proyección horizontal de la copa (y la proyectada para una cierta altura de copa). Para la implementación de estos índices es necesario disponer de un modelo de predicción de la forma de la copa.

Se han empleado gran variedad de modelos para describir la forma de la copa de los árboles. Mawson et al. (1976) calcularon el volumen de la copa de árboles y arbustos asignando a su perfil una de cinco posibles formas geométricas sencillas (círculo, elipse, neiloide, triángulo o parábola) y asignando a la base de la copa una de tres posibles formas geométricas sencillas (círculo, elipse o triángulo). Smith (1990), también empleó formas geométricas sencillas (rectas y parábolas) para representar las copas de los árboles. Para la obtención de estas formas geométricas es necesario conocer la longitud total de la copa así como su radio máximo.

El uso de formas geométricas sencillas para representar el perfil de la copa ha resultado en ocasiones excesivamente rígido, por lo que se han utilizado modelos más flexibles. Mohren (1987), utilizó un modelo de perfil de copa que relaciona el diámetro de la copa a una cierta altura con dicha altura y con el diámetro en la base de la copa, empleando una función potencial de exponente variable que permite describir desde una forma cónica hasta un cilindro. Pretzsch (1992) desarrolló un modelo para describir la forma de la copa de diversas especies forestales, para lo que empleó una función de perfil segmentada, considerando que la copa del árbol se puede dividir en una parte superior o de luz y en una parte inferior o de sombra que están delimitadas por el punto en el cual se alcanza la máxima anchura de copa. Al rotar este modelo alrededor del eje del árbol obtuvo figuras geométricas diferentes para describir la copa de luz de cada especie. Kändler (1986) desarrolló un modelo con dos parámetros para describir la copa de luz. El

modelo permite una descripción flexible del perfil de copa para diferentes formas de copa.

Baldwin y Peterson (1997) fueron de los primeros investigadores en desarrollar perfiles de copa diferenciados para la parte externa y para la parte interna de la copa. El modelo tiende a aproximar la copa de los árboles de masas juveniles a una forma cónica para después irse sucediendo un rango de formas de copa a medida que se desarrolla la masa. Doruska (1998) empleó regresión no paramétrica con una única variable regresora para describir el perfil de la copa de *Pinus taeda* en un esfuerzo por mejorar la representación de la copa de esta especie. Otro ejemplo de modelo de perfil de copa es la ecuación propuesta por Rautiainen y Stenberg (2005), que es una función matemática derivada de la familia de curvas de Lamé.

Por último, la geometría fractal también ha sido empleada para describir las copas de los árboles. Zeide (1990) analizó las dimensiones fractales de las copas de árboles de diferentes especies en relación con su tolerancia a la sombra. Zeide y Gresham (1991) relacionaron la dimensión fractal con la calidad de la estación y observaron que las copas de los árboles de las mejores estaciones tenían dimensiones fractales mayores que las de los árboles creciendo en zonas de peor calidad de estación.

A pesar de la importancia superficial y económica del pino radiata en Galicia, los estudios relacionados con su crecimiento y producción no son todavía muy abundantes, en comparación con la investigación realizada en las zonas donde tiene mayor superficie e importancia económica. Los estudios realizados hasta la fecha se refieren en su mayor parte a aspectos del crecimiento y la producción de las masas como conjunto o a su relación con variables ecológicas o silvícolas. Los trabajos más importantes hasta fechas recientes fueron el de Sánchez et al. (2003), que desarrollaron tablas de producción de silvicultura media observada, y el de Castedo-Dorado et al. (2007), que desarrollaron un modelo dinámico de crecimiento de masa.

El objetivo de este capítulo es desarrollar un modelo de perfil de copa para *Pinus radiata* D. Don en Galicia. Este modelo será usado para el posterior cálculo de una serie de índices de competencia, necesarios para su utilización en un modelo de crecimiento de árbol individual para la especie en el área de estudio. Como los modelos de perfil de copa requieren la toma de datos de variables que no son fáciles de medir en campo (o cuya medición resulta excesivamente costosa), se desarrollan también modelos para predecir el diámetro máximo de copa, la altura a la que se alcanza y la longitud total de la copa.

## 2. Material y métodos

### 2.1. Datos de partida

En este trabajo se emplearon los datos recogidos en una red de 223 parcelas que la *Unidade de Xestión Forestal Sostible* (UXFS) de la Universidad de Santiago de Compostela mantiene en plantaciones monoespecíficas de pino radiata en Galicia. Las parcelas son rectangulares y su tamaño oscila entre 625 y 1200 m<sup>2</sup>, dependiendo de la densidad de la masa, para inventariar un mínimo de 30 árboles por parcela. Las parcelas fueron instaladas de manera que representasen las diferentes combinaciones de edad, densidad y calidad de estación existentes en las masas objeto de estudio. Una descripción detallada de las mismas aparece en Castedo-Dorado et al. (2007).

Los datos fueron recogidos en tres momentos distintos: las parcelas fueron instaladas e inventariadas por primera vez entre los años 1995 y 1996; el segundo inventario tuvo lugar entre los años 1998 y 1999, y el tercer inventario se llevó a cabo entre los años 2004 y 2005. En cada parcela e inventario se realizaron dos mediciones perpendiculares del diámetro normal ( $d$ , cm, a 1,3 m sobre el nivel del suelo) de todos los árboles inventariables ( $d > 5$  cm), utilizando una forcípula con graduación milimétrica, y siguiendo las direcciones de los lados de la parcela. Asimismo, se midió con hipsómetro (Blume-Leiss en el primer inventario y Vertex en los dos siguientes) la altura total ( $HT$ , m) de 30 árboles elegidos aleatoriamente en cada parcela, y de la proporción, en función de la superficie de la misma, de los 100 pies más gruesos por hectárea con aspecto de dominantes. Se anotaron también variables descriptivas de cada árbol, p. ej. si estaban vivos o muertos, o si presentaban alguna deformación y de qué tipo.

En el tercer inventario se midieron con una estación total las coordenadas de todos los árboles en una submuestra de 44 parcelas. De esta manera se dispuso de información espacial para el cálculo de índices de competencia dependientes de la distancia entre pies. En ellas también se midió la altura de la base de la copa viva ( $HBLC$ , m, definida como la altura a la que se encuentra la inserción en el tronco del primer verticilo que contiene acículas vivas y forma parte de la copa como un conjunto) y dos diámetros perpendiculares de la copa ( $MCW$ , m, medidos siempre según las direcciones de los lados de las parcelas) en los 30 árboles elegidos aleatoriamente en cada parcela en los que se había medido la altura. Estos datos se utilizaron para desarrollar ecuaciones que relacionen estas variables con otras variables de medición más sencilla (p. ej. diámetro, altura, área basimétrica), y así poder calcular la longitud y la anchura de copa para todos los árboles de cada parcela.

De cada una de las 56 parcelas medidas en el tercer inventario se seleccionaron ocho árboles para la medición de su perfil de copa, de modo que quedasen representadas por igual todas las clases sociológicas existentes. Se escogieron así dos árboles



dominantes, dos codominantes, dos intermedios y dos sumergidos (en dos parcelas no se pudo medir ningún árbol sumergido por estar éstos muertos, con la copa bifurcada, no verse el perfil de su copa desde una distancia adecuada, etc.; en otra parcela solamente se midió un árbol sumergido por los mismos motivos). En total se seleccionaron 443 árboles, distribuidos de forma aleatoria entre las mencionadas clases sociológicas con la única condición de que se pudiese ver el perfil de su copa desde una distancia aproximadamente igual a la altura del árbol. En cada uno de estos árboles se midió la altura total ( $HT$ , m), la altura de la base de la copa viva ( $HBLC$ , m) y dos diámetros perpendiculares de copa ( $MCW$ , m).

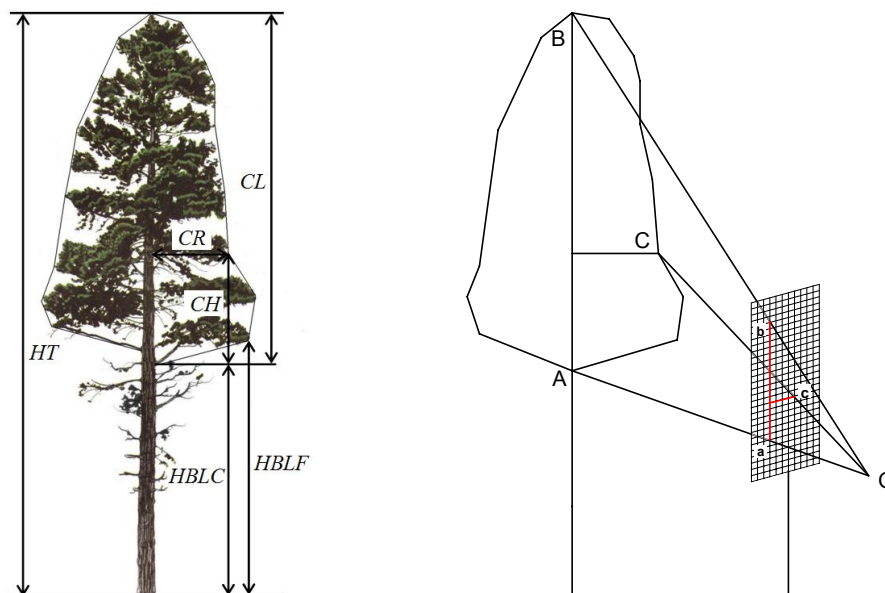
Para la medición del perfil de copa de cada árbol se empleó un aparato similar al utilizado por Hussein et al. (2000), formado por una pieza de metacrilato transparente de 25 x 40 cm unida a un jalón para clavarlo en el terreno y que permanezca fijo mientras se efectúan las mediciones (*crown window*). Sobre el metacrilato se superpone una transparencia dividida en cuadrados de igual tamaño, que sirven como referencias para efectuar las mediciones. Una vez que el operario se sitúa a una distancia adecuada del árbol desde la que sea posible encajar toda la copa del árbol en la transparencia, el jalón debe clavarse en el suelo de manera que permanezca paralelo al eje del árbol para asegurar la consistencia angular. Manteniendo fijo el punto de observación, se van dibujando los puntos característicos del perfil exterior de la copa del árbol sobre la transparencia: ápice del árbol, inserción en el tronco del primer verticilo que contiene acículas vivas, puntos donde se encuentran esas primeras acículas vivas y puntos significativos del borde exterior de la copa del árbol. Las relaciones geométricas que se utilizan con esta metodología se muestran en la figura 1.

La comparación de métodos visuales para estimar el perfil de la copa, con las técnicas fotogramétricas, no indicaron ventajas evidentes de estas últimas en el trabajo de Davies (2006).

La definición de la base de la copa ha sido variable en la literatura, particularmente si se comparan frondosas y coníferas. Para estas últimas se han propuesto numerosas definiciones, con distinto nivel de detalle, aunque la mayoría de los autores han relacionado la base de la copa con el último verticilo que contiene ramas vivas. El número de ramas vivas necesarias para definir este verticilo ha sido variable (Davies, 2006). En este trabajo se ha considerado como criterio para identificar la base de la copa el punto de inserción en el tronco del primer verticilo de ramas vivas, excluyendo brotes epicórmicos o ramas muy pequeñas claramente separadas del conjunto de la copa.

Una vez conocida la longitud de la copa del árbol ( $CL$ , obtenida como diferencia entre la altura total y la altura de la copa medidas ambas con hipsómetro) y medida la distancia sobre la transparencia entre el ápice del árbol y el punto de la base de la copa, la relación  $CL_{real}/CL_{transparencia}$  proporciona el factor de escala que debe utilizarse para calcular el radio de cada punto del perfil y su distancia vertical con respecto a la base de la copa. La transparencia con el perfil de cada árbol se escaneó en gabinete y se insertó como una

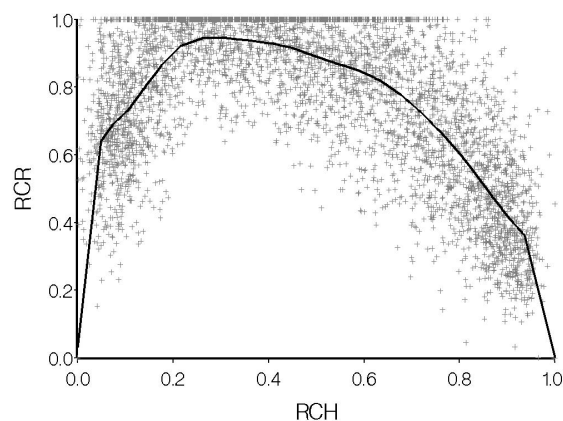
imagen en el programa AutoCAD®. En éste se alineó y escaló dicha imagen de manera que el punto de la base de la copa coincidiese con el punto (0,0) y el ápice del árbol con el punto (0,  $CL_{real}$ ). Posteriormente se procedió a digitalizar cada punto del perfil. Los perfiles de cada árbol se importaron al sistema de información geográfica ArcView®, con el que se determinaron las coordenadas de cada punto digitalizado mediante el *script* “adxycoo.ave”.



**Figura 1.** Esquema de las principales variables de copa, y relaciones geométricas utilizadas con la metodología del *crown window*. *HBLC*: altura de la base de la copa (punto de inserción en el tronco del primer verticilo con acículas vivas que forma parte de la copa como conjunto) (m); *HBLF*: altura de las primeras acículas vivas (m); *CR*: radio de la copa en cada punto de medición (m); *CH*: altura de la copa desde *HBLC* hasta el punto de medición del radio (m); *CL*: longitud total de la copa (m); *HT*: altura total del árbol (m) (nótese que cada uno de los perfiles de la copa se toma de forma independiente, por lo que el valor de las variables antes citadas puede diferir para un mismo árbol).

Para examinar si existían anomalías en los datos se representó y analizó visualmente el gráfico de radio de copa relativo (*RCR*, cociente entre el radio de copa a una determinada altura y el radio de copa máximo, *MCR*) frente a longitud de copa relativa (*RCH*, cociente entre la distancia vertical de un punto del perfil de la copa a la base de la misma y la longitud de copa). Se observaron datos atípicos, por lo que se decidió utilizar el procedimiento sistemático propuesto por Bi (2000) para detectar y eliminar dichos datos. Así, mediante el procedimiento LOESS del paquete estadístico SAS/STAT® (SAS Institute Inc., 2004b) se realizó un ajuste local cuadrático no paramétrico con un factor de suavizado de 0,25, a partir del cual se obtuvieron unas bandas de confianza para los residuos de las estimaciones del radio de copa relativo que delimitan las regiones de rechazo de los datos. Este factor se seleccionó después de analizar varias curvas de perfil

no paramétricas obtenidas con diferentes factores de suavizado superpuestas sobre los gráficos anteriores. Utilizando este procedimiento el número de datos atípicos fue del 0,85%. Estos datos extremos fueron excluidos para el ajuste de las funciones de perfil de copa. En la figura 2 se representan los pares de datos *radio de copa relativo-longitud de copa relativa* suavizados y la curva de perfil no paramétrica superpuesta.



**Figura 2.** Radio de copa relativo (*RCR*) frente a longitud de copa relativa (*RCH*) con una curva de perfil no paramétrica (factor de suavizado de 0,25).

En la tabla 1 se presentan los estadísticos descriptivos de la muestra de datos finalmente utilizada, así como las variables de masa más importantes.

**Tabla 1.** Estadísticos descriptivos de la muestra de árboles empleada para el ajuste de las funciones de perfil de copa y principales variables de masa.

Variable	Media	Mínimo	Máximo	Desv. estándar
Nº puntos/copa	14,5	8	24	2,7
<i>d</i>	27,6	7,0	71,6	10,1
<i>HT</i>	23,5	9,3	36,7	5,6
<i>HBLC</i>	14,4	5,0	26,3	4,0
<i>CL</i>	9,1	1,7	18,5	3,8
<i>MCR</i>	1,60	0,25	5,00	0,78
<i>t</i>	29,3	20	47	6,9
<i>N</i>	744	280	1488	278
<i>G</i>	42,8	17,7	63,0	9,1
<i>D<sub>g</sub></i>	28,2	19,7	45,9	6,1
<i>H<sub>m</sub></i>	23,6	15,1	32,7	4,2
<i>H<sub>0</sub></i>	26,4	18,1	35,2	4,3
<i>IH</i>	14,8	9,3	24,3	2,8
<i>IS</i>	20,8	13,8	26,8	3,3

*d*: diámetro normal (m); *HT*: altura total (m); *HBLC*: altura de la base de la copa (m); *CL*: longitud de copa (m); *MCR*: radio máximo de la copa (m); *t*: edad (años); *N*: número de pies por hectárea; *G*: área basimétrica (m<sup>2</sup>ha<sup>-1</sup>); *D<sub>g</sub>*: diámetro medio cuadrático (cm); *H<sub>m</sub>*: altura media (m); *H<sub>0</sub>*: altura dominante (m);

*IH*: índice de Hart; *IS*: índice de sitio (definido como la altura dominante (m) que la masa alcanza a la edad de 20 años, y determinada mediante las curvas de calidad de estación desarrolladas por Diéguez-Aranda et al. (2005)).

## 2.2. Modelización del perfil de copa

Los datos del perfil de copa de los 443 árboles medidos en campo se emplearon para ajustar los modelos indicados en la tabla 2, que se seleccionaron entre las publicaciones consultadas sobre modelización de esta variable. En el caso de la elipse y el cono no hay que realizar ningún ajuste.

Para describir el perfil mediante formas geométricas sencillas se divide la copa de los árboles en dos partes: copa de luz (porción de la copa que se encuentra por encima del diámetro máximo de copa) y copa de sombra (porción de la copa situada por debajo del diámetro máximo de copa). Las formas geométricas sencillas presentan el inconveniente de que, para árboles cuyas primeras acículas vivas están por debajo del punto de inserción del primer verticilo de la copa viva (es decir,  $HBLF < HBLC$ ), los puntos característicos del perfil correspondientes a dichas acículas no se pueden utilizar para calcular los valores de los parámetros que definen la elipse o el cono, ya que presentan alturas de copa ( $CH$ ) desde  $HBLC$  negativas<sup>1</sup>.

En estos modelos, cada parte de la copa se asimila a una forma geométrica sencilla para describir su perfil. Considerando como posibles formas geométricas la elipse y el cono, existen las siguientes combinaciones:

1. Dos elipses. Se utilizan dos elipses, una para representar el perfil de la copa de luz y otra para el de la copa de sombra (ecuaciones [1] y [2]).
2. Dos conos. Se utilizan dos conos, uno para representar el perfil de la copa de luz y otro para el de la copa de sombra (ecuaciones [3] y [4]).
3. Combinación elipse-cono. Se combinan los dos modelos anteriores, asumiendo que el perfil de la copa de luz se asemeja a una elipse (ecuación [1]) y el de la copa de sombra a un cono (ecuación [4]).
4. Combinación cono-elipse. Se asemeja el perfil de la copa de luz a un cono (ecuación [3]) y el de la copa de sombra a una elipse (ecuación [2]).

Los modelos polinómicos se ajustan a los pares de datos *radio de copa relativo-longitud de copa relativa*. Se ajustaron polinomios de segundo a cuarto grado.

---

<sup>1</sup> Nótese que  $HBLC$  se ha fijado precisamente como referencia 0 para el cálculo de la longitud de copa.

**Tabla 2.** Formas geométricas sencillas y modelos analizados para describir el perfil de copa.

Forma geométrica / Modelo	Expresión matemática	
Elipse	$CR_i = MCR \cdot \sqrt{1 - D_i^2 / L_u^2}$	[1]
	$CR_j = MCR \cdot \sqrt{1 - D_j^2 / L_o^2}$	[2]
Cono	$CR_i = MCR \cdot D_i / L_u$	[3]
	$CR_j = MCR \cdot D_j / L_o$	[4]
Polinomio	$RCR = a_0 + a_1 \cdot RCH + a_2 \cdot RCH^2 + \dots + a_n \cdot RCH^n$	[5]
Kändler (1986)	$CR_i = MCR \cdot \left(1 - (D_i / L_u)^{1/a_1}\right)^{1/a_2}$	[6]
Pretzsch (1992)	$CR_i = MCR \cdot \left(\frac{CL - CH}{L_u}\right)^{a_1}$	[7]
	$CR_j = MCR + \frac{CR_{BLF} - MCR}{L_o - CH_{BLF}} \cdot (L_o - CH)$	[8]
Baldwin y Peterson (1997)	$CR = a_1 \cdot \frac{RCH - 1}{RCH + 1} + a_2 \cdot (RCH - 1)$	[9]
Marshall et al. (2003)	$CR_i = MCR \cdot \left(\frac{CL - CH}{L_u}\right)^{a_0 + a_1 \cdot \left(\frac{CL - CH}{L_u}\right) + a_2 \cdot (HT / d)}$	[10]
	$CR_j = a_3 \cdot MCR$	[11]
Rautiainen y Stenberg (2005)	$CR_i = \left\{ \left[ 1 - \left(\frac{D_i}{L_u}\right)^{a_1} \right] \cdot MCR^{a_1} \right\}^{1/a_1}$	[12]

$CR_i$ : radio de la copa de luz en cada punto de medición (m);  $MCR$ : radio máximo de la copa (m);  $D_i$ : distancia entre cada radio de la copa de luz y el radio máximo (m);  $L_u$ : longitud de la copa de luz (m);  $CR_j$ : radio de la copa de sombra en cada punto de medición (m);  $D_j$ : distancia entre cada punto del radio de copa de sombra y el radio máximo (m);  $L_o$ : longitud de la copa de sombra (m);  $n$ : grado del polinomio;  $CR_{BLF}$ : radio del punto en el que se encuentran las primeras acículas vivas de la copa;  $CH_{BLF}$ : distancia entre el punto en el que se encuentran las primeras acículas vivas y la base de la copa;  $a_0$ - $a_n$ : parámetros a estimar en los ajustes.

El modelo de Kändler (1986) puede dar lugar a seis formas geométricas diferentes, en función de los valores que se fijen para los parámetros  $a_1$  y  $a_2$ . En este trabajo se ha optado por no fijar dichos parámetros sino por estimarlos mediante regresión no lineal. Este modelo presenta el inconveniente de que solamente está definido para la copa de luz, por lo que no permite definir la copa de sombra.

El modelo de Pretzsch (1992) divide la copa en dos partes: la copa de luz y la copa de sombra. Para la copa de luz utiliza un modelo potencial. El perfil de la copa de sombra se representa mediante una recta. Este modelo tiene la limitación de que no considera el punto de inserción del verticilo en el árbol sino que toma como primer valor el punto donde se encuentran las primeras acículas vivas.

El modelo de Baldwin y Peterson (1997) utiliza como variable independiente la longitud de copa relativa ( $RCH$ ), ajustando un único modelo para toda la copa.

El modelo de Marshall et al. (2003) divide nuevamente la copa en dos partes: la copa de luz y la copa de sombra. El perfil de la copa de luz se representa mediante una función potencial y el de la copa de sombra mediante una recta.

Finalmente se ha utilizado el modelo de Rautiainen y Stenberg (2005), que es una función matemática derivada de la familia de curvas de Lamé. Este modelo presenta el inconveniente de que solamente está definido para la copa de luz.

### 2.3. Modelización de otras variables características de la copa

Para aplicar los modelos descritos en el apartado anterior se precisan datos de las siguientes variables: longitud total de la copa ( $CL$ ) (todos los modelos requieren esta variable), radio máximo de la copa ( $MCR$ ) (todos los modelos, excepto el de Baldwin y Peterson (1997)) y distancia desde el radio máximo de copa hasta la base de la copa ( $CH_{MCR}$ ) (todos los modelos excepto los polinómicos y el de Baldwin y Peterson (1997)). El modelo de Pretzsch (1992) define la base de la copa como la altura a la que se encuentran las primeras acículas vivas ( $HBLF$ ), y para su utilización requiere conocer la longitud total de la copa ( $CL$ ), su radio máximo ( $MCR$ ), la distancia desde el radio máximo hasta la base de la copa y el radio en la base de la copa ( $CR_{BLF}$  y  $CH_{BLF}$ ) (en total cuatro variables).

Estas variables son costosas de medir en campo y habitualmente no se consideran en los inventarios tradicionales<sup>1</sup>, por lo que se suelen modelizar a partir de otras variables más sencillas de obtener como son el diámetro normal y la altura total del árbol. Además, para un árbol concreto, estas variables dependen de las características de la masa forestal

---

<sup>1</sup> El uso de hipsómetros de última generación reduce enormemente el tiempo necesario para medir alturas en los árboles, por lo que actualmente las variables  $CL$ ,  $HBLF$  y  $CH_{MCR}$  podrían obtenerse con un coste adicional relativamente reducido.

a la que pertenece dicho árbol, por lo que en su modelización se suelen introducir también una o varias variables de masa.

La modelización de las variables indicadas en este apartado se realizó mediante funciones lineales y no lineales (exponenciales y potenciales). Inicialmente se probaron como variables independientes el diámetro normal ( $d$ ) y la altura total ( $HT$ ) del árbol, así como las variables de masa edad ( $t$ ), número de pies por hectárea ( $N$ ), área basimétrica ( $G$ ), diámetro medio cuadrático ( $D_g$ ), altura media ( $H_m$ ), altura dominante ( $H_0$ ), índice de Hart ( $IH$ ) e índice de sitio ( $IS$ ) (definido como la altura dominante ( $m$ ) que la masa alcanza a la edad de 20 años, y determinada mediante las curvas de calidad de estación desarrolladas por Diéguez-Aranda et al. (2005)).

En vez de desarrollar un modelo para describir la longitud total de la copa ( $CL$ ) se optó por modelizar la altura de la base de la copa ( $HBLC$ ), puesto que ajustes preliminares mostraron un mejor resultado al modelizar esta última. La longitud total de la copa ( $CL$ ) se obtiene como diferencia entre la altura total y la altura de la base de la copa ( $HBLC$ ), es decir  $CL = HT - HBLC$  (m). Además, en vez de modelizar la distancia desde el radio máximo de copa hasta la base de la copa ( $CH_{MCR}$ ), se optó por modelizar la altura desde el radio máximo de copa hasta la base del árbol ( $HMCR$ ), es decir  $HMCR = CH_{MCR} + HBLC$ , debido a que un análisis preliminar utilizando como variable dependiente  $CH_{MCR}$  no proporcionó resultados satisfactorios.

Las tres variables finalmente modelizadas fueron  $HBLC$ ,  $MCR$  y  $HMCR$ , descartándose el radio del punto en el que se encuentran las primeras acículas vivas de la copa ( $CR_{BLF}$ ), por no haberse obtenido en análisis preliminares buenos resultados y porque sólo la incluye el modelo de Pretzsch (1992). Para el ajuste de las variables  $HBLC$  y  $MCR$  se utilizaron los datos de las 44 parcelas con información espacial, así como los datos de los 443 en los que se midió el perfil de copa. Para ajustar la variable  $HMCR$  se utilizaron los datos de los 443 pies en los que se midió el perfil de la copa.

## 2.4. Ajuste de los modelos

La estimación de los parámetros de los modelos lineales se realizó mediante el método de mínimos cuadrados utilizando el procedimiento REG del paquete estadístico SAS/STAT® (SAS Institute Inc., 2004b). Por su parte, la estimación de los parámetros de los modelos no lineales requiere el empleo de un procedimiento iterativo (Draper y Smith, 1981) para obtener el conjunto de parámetros que proporciona la menor suma de cuadrados de los errores. En este trabajo se utilizó el algoritmo de Gauss-Newton (Hartley, 1961), que está implementado en el procedimiento NLIN del paquete estadístico SAS/STAT® (SAS Institute Inc., 2004b). Los valores iniciales para comenzar el procedimiento de estimación se tomaron de los resultados obtenidos por los autores que desarrollaron los modelos originales. En los casos en que esto no fue posible se

probaron diferentes valores iniciales para asegurar que la solución obtenida fuese global y no correspondiese a un óptimo local.

Con respecto a la modelización de las variables *HBLC*, *MCR* y *HMCR*, una vez especificado el modelo lineal inicial se examinó si todos los términos o variables que formaban parte del mismo debían incluirse en la ecuación final de regresión. En general, este proceso implica ajustar un determinado número de submodelos y compararlos. Aunque existen diferentes métodos de selección de variables explicativas o de ajuste de estos submodelos, los más conocidos son todas las posibles regresiones, eliminación *backward* y regresión *stepwise* (Clutter et al., 1983). Tanto el método *backward* como el *setpwise* son mucho más eficientes desde el punto de vista computacional; sin embargo, el método de todas las posibles regresiones es el único que realmente ajusta todos los submodelos. Por tanto, para el ajuste de todos los modelos se empleó este último método.

Se realizaron también transformaciones logarítmicas de las variables dependientes, y luego se buscó su relación con otras variables independientes, trasformaciones de éstas (logaritmos) y combinaciones de las mismas. Los ajustes se realizaron mediante el procedimiento REG del programa estadístico SAS/STAT® (SAS Institute Inc., 2004b).

La multicolinealidad y la autocorrelación son dos de los problemas estadísticos más frecuentes en el análisis de funciones de perfil (Kozak, 1997), tanto de fuste como de copa. Aunque las estimaciones de los parámetros de regresión permanecen insesgadas ante la presencia de multicolinealidad y autocorrelación, no son eficientes (Myers, 1990). Así, estos problemas pueden afectar seriamente a los errores estándar de los parámetros, invalidando las pruebas que utilizan distribuciones *t* o *F*, y por extensión los intervalos de confianza (Neter et al., 1990). Por tanto, es necesario utilizar procedimientos estadísticos apropiados que eviten los problemas de autocorrelación cuando se realice el ajuste, y deberán seleccionarse siempre que sea posible modelos que posean baja multicolinealidad (Kozak, 1997).

La multicolinealidad se refiere a la existencia de intercorrelaciones fuertes entre las variables independientes en los análisis de regresión lineal múltiple y en regresión no lineal, debido a que algunas de las variables representan o miden fenómenos similares. Una de las principales fuentes de multicolinealidad es el uso de modelos complicados que incluyen términos de varios polinomios y productos cruzados. Para evaluar la presencia de multicolinealidad entre variables en cada uno de los modelos analizados, se utilizó el índice o número de condición (*NC*), que se define como la raíz cuadrada del cociente entre los autovalores mayor y menor de la matriz de correlaciones de las variables independientes. Belsey et al. (1991) indican que cuando el valor de dicho índice se encuentra entre 5 y 10 la colinealidad no es un problema grave, si está entre 30 y 100 hay problemas de multicolinealidad, y si es superior a 1000 estos problemas se consideran severos. Myers (1990) propone que un índice de condición superior a  $1000^{0.5}$  es indicativo de problemas asociados con la multicolinealidad.



Debido a que los datos utilizados para el ajuste de las funciones de perfil de copa son jerárquicos (mediciones repetidas sobre un mismo árbol), es razonable esperar que exista correlación entre los residuos de cada árbol, por lo que no se cumple el supuesto de independencia de errores propio de las estimaciones en los modelos de regresión. Un procedimiento habitual es expandir el término del error mediante un modelo autorregresivo  $AR(x)$  para tener en cuenta la autocorrelación, ya sea de primer orden o de un orden superior. Sin embargo, con observaciones desigualmente espaciadas, debe considerarse también la distancia entre las mismas, pues la correlación dentro de un individuo disminuye a medida que aumenta la distancia entre observaciones. Por ello se corrigió la autocorrelación entre los residuos usando una estructura autorregresiva continua ( $CAR(x)$ ), que tiene en cuenta la distancia entre mediciones en la copa. Para tener en cuenta la autocorrelación de orden  $k$ , se utilizó un modelo  $CAR(x)$  que expande el término del error como (Zimmerman y Núñez-Antón, 2001):

$$e_{ij} = \sum_{k=1}^{k=x} I_k \rho_k^{h_{ij}-h_{ij-k}} e_{ij-k} + \varepsilon_{ij} \quad [13]$$

donde  $e_{ij}$  es el residuo  $j$ -ésimo del individuo  $i$ ,  $e_{ij-k}$  es el residuo  $j-k$ -ésimo del individuo  $i$ ,  $I_k = 1$  para  $j > k$  y  $0$  para  $j \leq k$ ,  $\rho_k$  es el parámetro autorregresivo de orden  $k$  a estimar, y  $h_{ij}-h_{ij-k}$  es la distancia que separa las observaciones  $j$ -ésima y  $j-k$ -ésima dentro de cada individuo  $i$ , siendo  $h_{ij} > h_{ij-k}$ . En estos casos  $\varepsilon_{ij}$  es el término del error bajo condiciones de independencia.

Para evaluar la presencia de autocorrelación y el orden de la estructura  $CAR(x)$  a utilizar, se inspeccionaron visualmente los gráficos de residuos frente a residuos con diferentes retrasos para cada perfil. Finalmente, en caso necesario, la estructura del error  $CAR(x)$  fue programada mediante el procedimiento MODEL del paquete estadístico SAS/ETS® (SAS Institute Inc., 2004a), que permite una actualización dinámica de los residuos, en lugar de utilizar los procedimientos REG y NLIN (SAS Institute Inc., 2004b) antes mencionados.

## 2.5. Comparación de modelos

El análisis de la capacidad de ajuste de los modelos se basó en comparaciones numéricas y gráficas de los residuos. Así, se calcularon los siguientes estadísticos: el coeficiente de determinación ( $R^2$ ) y la raíz del error medio cuadrático (REMC). Aunque existen opiniones fundamentadas que plantean dudas en relación con el empleo del  $R^2$  en la selección de modelos, este estadístico da una idea bastante intuitiva de la variabilidad que explican; no obstante, nunca debe utilizarse como el único criterio para elegir el mejor modelo (Myers, 1990). El estadístico REMC resulta útil porque está expresado en las mismas unidades que la variable dependiente, por lo que da una idea del error medio que se comete con el modelo; además, penaliza a los modelos con mayor número de

parámetros, de acuerdo con el principio general de simplicidad científica. Las expresiones de estos estadísticos son las siguientes:

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{i=n} (Y_i - \hat{Y}_i)^2}{\sum_{i=1}^{i=n} (Y_i - \bar{Y})^2} \quad [14]$$

$$\text{REMC} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{i=n} (Y_i - \hat{Y}_i)^2}{n - p}} \quad [15]$$

donde  $Y_i$ ,  $\hat{Y}_i$  e  $\bar{Y}$  son respectivamente los valores observado, estimado y promedio de la variable dependiente,  $n$  es el número total de observaciones utilizado para ajustar el modelo y  $p$  es el número de parámetros a estimar.

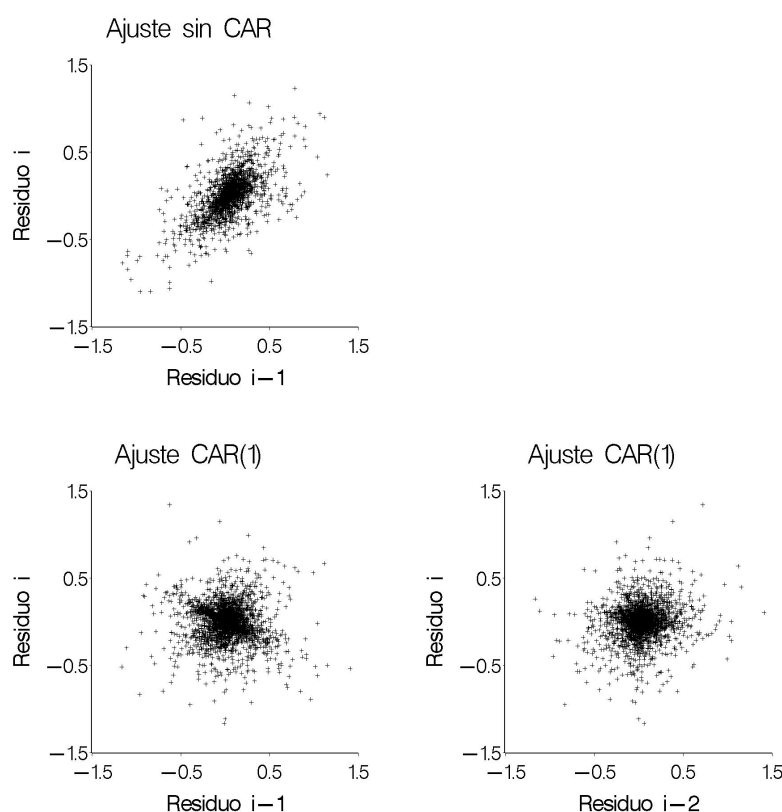
Si se pretende comparar la capacidad predictiva de varios modelos, debe tenerse en cuenta que los residuos ordinarios permiten evaluar la calidad del ajuste, no la de una predicción futura (Myers, 1990, p. 168). Para este propósito debe realizarse una validación del modelo. En este proceso, sólo un nuevo conjunto de datos puede ser de alguna utilidad (Kozak y Kozak, 2003). Como generalmente no se dispone de datos independientes se han propuesto varios métodos alternativos (p. ej., dividir la muestra en dos subconjuntos y utilizar una para el ajuste y otra para la validación, o realizar una doble validación cruzada), aunque raramente proporcionan información adicional en comparación con los respectivos estadísticos obtenidos directamente de los modelos ajustados con todo el conjunto de datos (Kozak y Kozak, 2003). Por tal motivo se decidió postergar la validación del modelo (considerando que un modelo bien desarrollado se comportará bien) hasta que se cuente con un nuevo conjunto de datos que permita valorar la calidad de las predicciones futuras.

Además de los estadísticos descritos, una de las maneras más eficientes de evaluar la capacidad de ajuste de un modelo es la inspección visual, por lo que se analizaron los gráficos de residuos frente a valores predichos de cada uno de los modelos ajustados. Estos gráficos son útiles para detectar posibles tendencias sistemáticas de los datos.

### 3. Resultados y discusión

#### 3.1. Modelización del perfil de copa

En un primer momento se ajustaron los modelos de perfil de copa sin expandir la estructura del error para corregir la posible presencia de autocorrelación entre las observaciones de un mismo árbol. Se comprobó gráficamente la existencia de ésta en todos los casos, hecho esperado al usar datos jerárquicos. Después de expandir el término del error mediante una estructura autorregresiva continua de orden 1 (CAR(1)), las tendencias en los residuos desaparecieron. En la Figura 3 se muestra un ejemplo con el modelo de Pretzsch (1992). Es importante indicar que desde un punto de vista práctico el parámetro de autocorrelación puede descartarse, a menos que se trabaje con varias mediciones del radio de copa a diferentes alturas para el mismo árbol. El propósito de modelizar la estructura del error es obtener estimaciones consistentes de los parámetros y sus errores estándar, que no invaliden los contrastes de significación.



**Figura 3.** Gráficos de residuos de la variable *CR* frente a residuos con 1 y 2 retrasos (columnas izquierda y derecha, respectivamente) para ajustes sin expandir el término del error (primera fila) y expandiéndolo con una estructura autorregresiva continua de primer orden (segunda fila) para el modelo de Pretzsch (1992).

En la tabla 3 se muestran las estimaciones de los parámetros y sus correspondientes errores estándar obtenidos para cada ecuación. Todos los parámetros resultaron significativos a un nivel del 5%, excepto los parámetros  $a_1$  y  $a_2$  del modelo de Marshall et al. (2003), que se reajustó nuevamente sin considerar dichos parámetros y las variables a que acompañaban.

**Tabla 3.** Estimaciones de los parámetros y errores estándar asociados de las ecuaciones analizadas para modelizar la variable radio de copa ( $CR$ )<sup>1</sup>.

Modelo	Parámetro	Estimación	Error estándar	NC
Polinomio de segundo grado	$a_0$	0,1210	0,0059	13
	$a_1$	3,699	0,029	
	$a_2$	-3,833	0,028	
	$\rho_1$	$1,517 \times 10^{-4}$	$5,2 \times 10^{-5}$	
Polinomio de tercer grado	$a_0$	0,06786	0,00576	69
	$a_1$	5,283	0,058	
	$a_2$	-8,284	0,147	
	$a_3$	2,996	0,098	
	$\rho_1$	$4,891 \times 10^{-5}$	$2,1 \times 10^{-5}$	
Polinomio de cuarto grado	$a_0$	0,01767	0,00473	353
	$a_1$	9,004	0,079	
	$a_2$	-28,35	0,37	
	$a_3$	35,65	0,57	
	$a_4$	-16,31	0,28	
	$\rho_1$	$8,633 \times 10^{-5}$	$3,3 \times 10^{-5}$	
Kändler (1986)	$a_1$	0,9644	0,0341	4
	$a_2$	2,016	0,055	
	$\rho_1$	0,7130	0,0175	
Pretzsch (1992)	$a_1$	0,4829	0,0051	1
	$\rho_1$	0,6220	0,0133	
Baldwin y Peterson (1997)	$a_1$	8,509	0,092	15
	$a_2$	-8,526	0,090	
	$\rho_1$	0,8956	0,0072	
	$\rho_2$	0,7564	0,0079	
Marshall et al. (2003)	$a_0$	0,4877	0,0097	1
	$a_3$	0,4663	0,0056	
	$\rho_1$	0,2521	0,0330	
Rautiainen y Stenberg (2005)	$a_1$	1,500	0,011	1
	$\rho_1$	0,7077	0,0178	

<sup>1</sup> En los modelos no lineales los errores estándar son valores aproximados.

En la tabla 4 se exponen los estadísticos de comparación de los modelos analizados. Teniendo en cuenta que los modelos de Kändler (1986) y Rautiainen y Stenberg (2005) sólo permiten describir la copa de luz, la comparación de modelos se realizó en primer lugar para esta parte de la copa. Así, los modelos de Kändler (1986), Pretzsch (1992) Marshall et al. (2003) y Rautiainen y Stenberg (2005) explicaron aproximadamente el 93% de la variabilidad del radio de copa a diferentes alturas (ver  $R^2$  en la tabla 4), con un error medio cuadrático de 0,19 m. La elipse y el modelo polinómico de cuarto grado explicaron aproximadamente el 88% de la variabilidad del radio de copa, con un error medio cuadrático inferior a 0,26 m. El modelo que proporcionó peores resultados fue el de Baldwin y Peterson (1997), que sólo explicó el 43% de la variabilidad del radio de copa, con un error medio cuadrático de 0,55 m.

**Tabla 4.** Estadísticos de bondad de ajuste de los modelos de perfil de copa analizados.

Modelo	Copa entera		Copa de luz		Copa de sombra	
	$R^2$	REMC	$R^2$	REMC	$R^2$	REMC
Dos elipses	0,8905	0,2419	0,8752	0,2581	0,9506	0,1755
Dos conos	0,6859	0,4096	0,7978	0,3285	0,6766	0,4485
Combinación elipse-cono	0,7365	0,3752	0,8752	0,2581	0,6766	0,4485
Combinación cono-elipse	0,8399	0,2926	0,7978	0,3285	0,9506	0,1755
Polinomio de segundo grado	0,7945	0,3314	0,8185	0,3113	0,7755	0,3739
Polinomio de tercer grado	0,8215	0,3089	0,8339	0,2979	0,8216	0,3334
Polinomio de cuarto grado	0,8715	0,2621	0,8788	0,2545	0,8705	0,2840
Kändler (1986)			0,9342	0,1874		
Pretzsch (1992)	0,9297	0,1880	0,9340	0,1874	0,9512	0,1471
Baldwin y Peterson (1997)	0,4393	0,5473	0,4320	0,5506	0,3712	0,6256
Marshall et al. (2003)	0,7037	0,3979	0,9343	0,1873	0,5495	0,5295
Rautiainen y Stenberg (2005)			0,9302	0,1930		

Marshall et al. (2003), utilizaron el modelo antes descrito para describir el perfil de copa en rodales de *Tsuga heterophylla* en Oregón. Encontraron el término  $HT/d$  no significativo, por lo que no lo incluyeron en el modelo final. El error medio sin ponderar que obtuvieron fue de 1,1 m y el coeficiente de determinación sin ponderar fue 0,627 para la copa de luz.

Rautiainen y Stenberg (2005) encontraron que al ajustar la curva perteneciente a la familia de Lamé al perfil de la copa de luz en rodales de *Pinus sylvestris* en Finlandia, ésta estaba cercana a la forma de un cono, puesto que el exponente era muy próximo a 1 (1,15). Posteriormente trataron de relacionar el exponente del modelo con el diámetro y la altura de cada árbol, así como la densidad de la masa y la edad de la misma, no encontrando dependencia alguna. Finalmente, como el parámetro era cercano a 1, y el coeficiente de variación bastante reducido (23%) justificaron la utilización de la forma cónica para la parte de luz de la copa.

Con respecto a la parte de la copa de sombra, la elipse fue la que mejor describió su perfil, explicando el 95% de la variabilidad del radio de copa, con un error medio cuadrático de 0,18 m. Aunque aparentemente el modelo de Pretzsch (1992) proporcionó mejores resultados, no puede compararse con el resto de modelos, puesto que se ajustó con un conjunto menor de datos (nótese que *HBLC* no existe en este modelo). A continuación estuvo el modelo polinómico de cuarto grado, que explicó el 87% de la variabilidad del radio de copa, con un error medio cuadrático de 0,28 m. Los peores modelos resultaron los de Baldwin y Peterson (1997) y Marshall et al. (2003), que explicaron respectivamente el 37% y el 55% de la variabilidad del radio de copa, con errores medios cuadráticos de 0,63 y 0,53 m respectivamente.

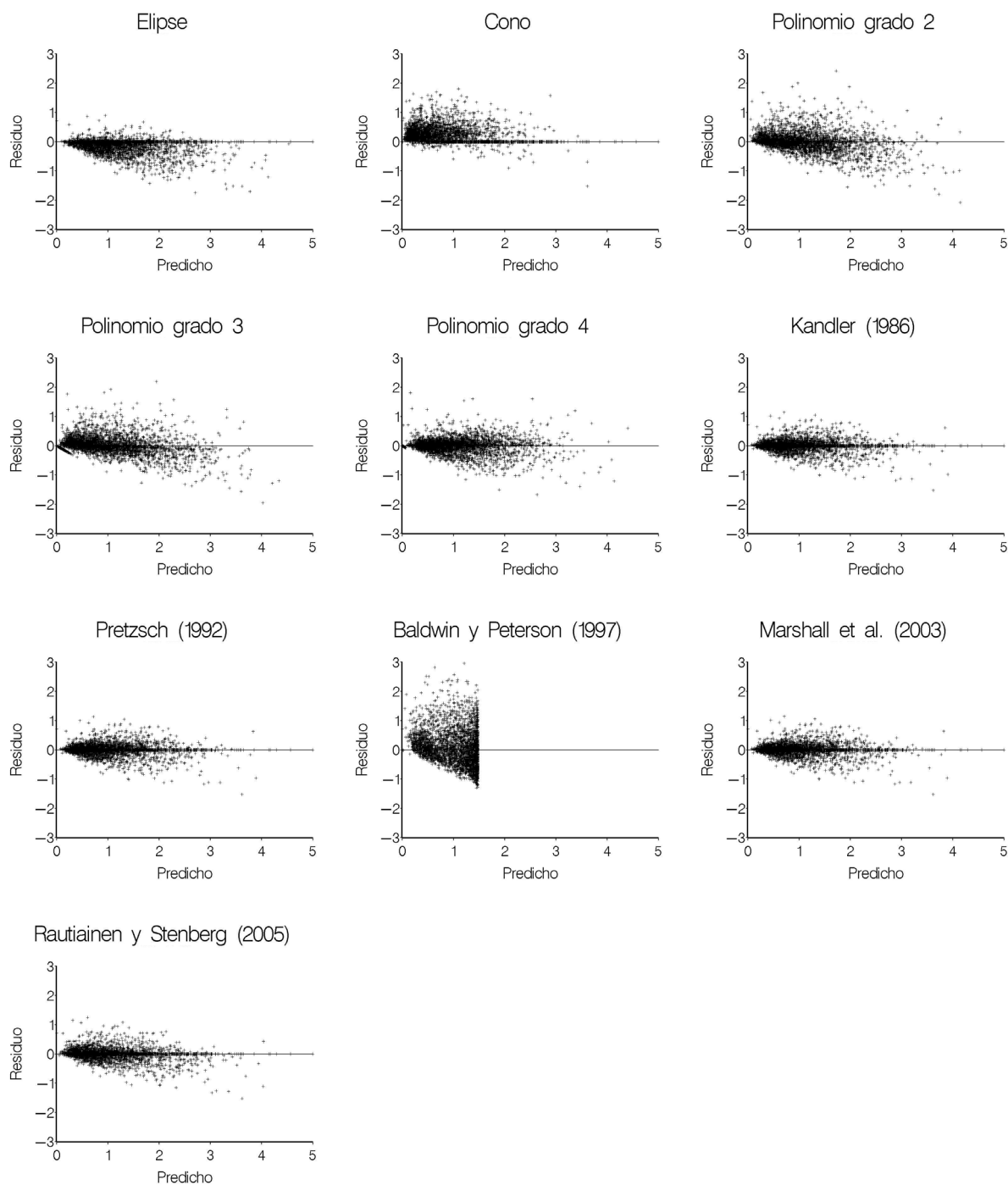
Marshall et al. (2003) obtuvieron valores del error medio sin ponderar de 2,2 m y del coeficiente de determinación sin ponderar de 0,861 al describir el perfil de la copa de sombra de *Tsuga heterophylla* en Oregón mediante una recta

En la descripción del perfil de la copa entera, la combinación de dos elipses explicó el 89% de la variabilidad del radio de copa, con un error medio cuadrático de 0,24 m, mientras que el polinomio de cuarto grado explicó el 87% de la variabilidad del radio de copa, con un error medio cuadrático de 0,26 m. El modelo de Pretzsch (1992) proporcionó mejores resultados, pero, como ya se ha mencionado, no puede compararse con el resto de modelos, puesto que se ajustó con un conjunto menor de datos. En este caso los peores modelos fueron los de Baldwin y Peterson (1997) y Marshall et al. (2003), que explicaron respectivamente el 44% y el 70% de la variabilidad del radio de copa, con errores medios cuadráticos de 0,55 y 0,40 m respectivamente. El modelo de Baldwin y Peterson (1997) presentó mejores resultados al ser aplicado por los autores en masas de *Pinus taeda* en Louisiana ( $R^2=0,61$ ), si bien los parámetros fueron expandidos para incluir el diámetro normal, el ratio de copa viva y la edad en su formulación.

Pretzsch (1992), al rotar su modelo alrededor del eje del árbol obtuvo figuras geométricas diferentes para describir la copa de luz de cada especie: un cono en el caso de *Picea abies*, un paraboloide cúbico para *Fagus sylvatica* y un paraboloide cuadrático para *Abies alba*. El perfil de la copa de sombra se describió adecuadamente para todas las especies mediante una recta, lo que dio lugar a troncos de cono por rotación.

Las formas geométricas sencillas presentaron valores de los estadísticos muy diferentes en función de la figura considerada, observándose que la mejor opción resultó usar dos elipses. Los modelos polinómicos proporcionaron todos ellos buenos resultados, mejorando los valores de los estadísticos de bondad del ajuste a medida que aumentó el grado del polinomio. Esta diferencia fue más notable al pasar de un polinomio de tercer grado a otro de cuarto; sin embargo, el polinomio de cuarto grado presenta una clara multicolinealidad, como indica el número de condición (*NC*, ver tabla 3), lo que sugiere rechazar este modelo para la modelización del perfil de copa.

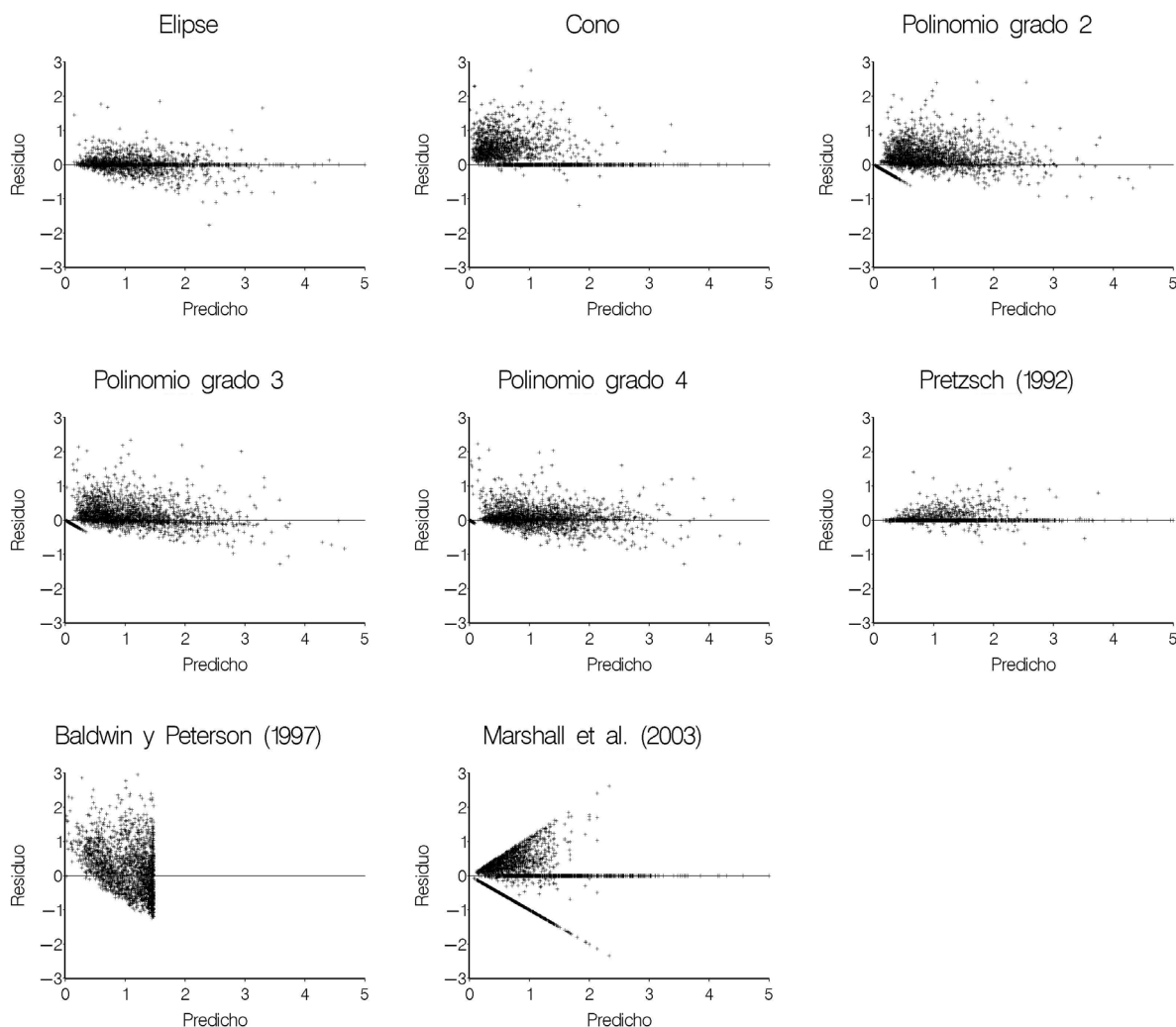
En las figuras 4 y 5 se muestran los gráficos de residuos frente a valores predichos para los radios de la copas de luz y de sombra, respectivamente.



**Figura 4.** Gráficos de residuos frente a valores predichos del radio de la copa de luz.

Con respecto a la copa de luz, la elipse proporciona estimaciones sesgadas, con una tendencia clara a la sobrestimación de los valores del radio de copa que aumenta cuanto mayor es éste. El cono también proporciona valores muy sesgados, pero en este caso subestima claramente. Los modelos polinómicos presentan en general una tendencia adecuada, aunque a medida que aumenta el grado del polinomio los residuos parecen mejor distribuidos. Los modelos de Kändler (1986), Pretzsch (1992), Marshall et al.

(2003) y Rautiainen y Stenberg (2005) proporcionan todos ellos buenos resultados. Por último, el modelo de Baldwin y Peterson (1997) presenta la limitación principal de que solamente proporciona valores de radios de la copa inferiores a 1,5 m.



**Figura 5.** Gráficos de residuos frente a valores predichos del radio de la copa de sombra.

Con respecto a la copa de sombra, los mejores resultados se obtuvieron con la elipse y el polinomio de cuarto grado. El cono, los polinomios de segundo y tercer grado, el modelo de Pretzsch (1992) y el modelo de Marshall et al. (2003) subestimaron ligeramente el radio de la copa de sombra, siendo más acusada esta tendencia en el caso del cono y el modelo de Marshall et al. (2003). El modelo de Baldwin y Peterson (1997) presenta nuevamente la limitación de que solamente proporciona valores de radios de la copa inferiores a 1,5 m, limitación excesiva para su aplicación práctica en árboles de edad avanzada.

Otro criterio aplicable en la selección del mejor modelo para la descripción del perfil de la copa fue el número de variables que requieren para su aplicación. En este sentido, si se midiesen todas las variables necesarias en el modelo se penalizaría al que incluye más



variables, ya que aumenta el tiempo y el coste del inventario. En el caso de que en vez de medir dichas variables éstas se modelizasen, también se penalizaría el modelo con más variables, ya que se estaría introduciendo también un error debido a cada una de las nuevas variables modelizadas. Siguiendo este criterio el mejor modelo es el de Baldwin y Peterson (1997), pues solamente requiere conocer la longitud total de la copa. A continuación están los modelos polinómicos, que solamente precisan para su aplicación la longitud total de la copa y su radio máximo. El resto de modelos analizados, excepto el de Pretzsch (1992), necesitan para su aplicación la longitud total de la copa, su radio máximo y la distancia desde el radio máximo hasta la base del árbol (en total tres variables). El modelo de Pretzsch (1992), como ya se ha comentado, requiere conocer, además de estas tres variables, el radio del punto en el que se encuentran las primeras acículas vivas ( $CR_{BLF}$ ) de la copa.

Teniendo en cuenta los estadísticos de bondad de ajuste, los gráficos de residuos frente a valores predichos y el número de variables que requiere cada modelo para su aplicación, la mejor opción parece la combinación entre los modelos de Kändler (1986), Pretzsch (1992), Marshall (2003) o Rautiainen y Stenberg (2005) para la copa de luz, y la elipse para la copa de sombra.

Finalmente se ajustaron estos modelos por clases de edad y por clases sociológicas, para comprobar si existía variación en la forma de la copa para distintas edades o para distintas clases sociológicas. Sin embargo, no se encontraron resultados significativos, que sugirieran que la edad o la clase sociológica tenían influencia en la forma de la copa para la especie en el área de estudio. Esto sugiere que la forma de la copa puede representarse por el mismo modelo para todas las edades y clases sociológicas, y en lo que influye la edad y la competencia es en la longitud y anchura de la misma.

### 3.2. Modelización de otras variables características de la copa

Como se explicó en el apartado 2.3, se modelizaron el radio máximo de copa ( $MCR$ ), la altura de la base de la copa ( $HBLC$ ) y la altura desde el radio máximo de copa hasta la base del árbol ( $HMCR$ ). Los modelos finalmente seleccionados mediante el método de todas las posibles regresiones fueron los siguientes:

$$MCR = a_0 d^{a_1} \exp(a_2 G + a_3 t) \quad [16]$$

$$HBLC = a_0 + a_1 d + a_2 HT + a_3 t + a_4 H_0 \quad [17]$$

$$HMCR = a_0 + a_1 d + a_2 HT + a_3 t + a_4 IS \quad [18]$$

donde  $d$  es el diámetro normal del árbol (cm),  $G$  el área basimétrica de la masa ( $\text{m}^2\text{ha}^{-1}$ ),  $t$  la edad de la masa (años),  $HT$  la altura total del árbol (m),  $H_0$  la altura dominante de la masa (m, altura media de los 100 árboles más gruesos por hectárea con aspecto de dominantes) e  $IS$  el índice de sitio.

En la tabla 5 se muestran las estimaciones de los parámetros, sus errores estándar asociados y los estadísticos de bondad de ajuste de los modelos seleccionados. Todos los parámetros resultaron significativos a un nivel del 5%.

**Tabla 5.** Estimaciones de los parámetros, errores estándar aproximados y estadísticos de bondad de ajuste de las ecuaciones seleccionados para modelizar las variables radio máximo de copa ( $MCR$ ), altura de la base de la copa ( $HBLC$ ) y altura desde el radio máximo de copa hasta la base del árbol ( $HMCR$ ).

Variable	Parámetro	Estimación	Error estándar	$R^2$	REMC	NC
$MCR$	$a_0$	0,06185	0,00454	0,7619	0,3240	36
	$a_1$	1,185	0,024			
	$a_2$	-0,009319	0,000749			
	$a_3$	-0,009502	0,00108			
$HBLC$	$a_0$	-3,265	0,355	0,6403	2,3102	31
	$a_1$	-0,1415	0,0117			
	$a_2$	0,5117	0,0239			
	$a_3$	0,1430	0,0107			
	$a_4$	0,1691	0,0231			
$HMCR$	$a_0$	-4,7570	0,6689	0,7735	2,155	33
	$a_1$	-0,08092	0,01327			
	$a_2$	0,6408	0,0289			
	$a_3$	0,1881	0,0136			
	$a_4$	0,1998	0,0320			

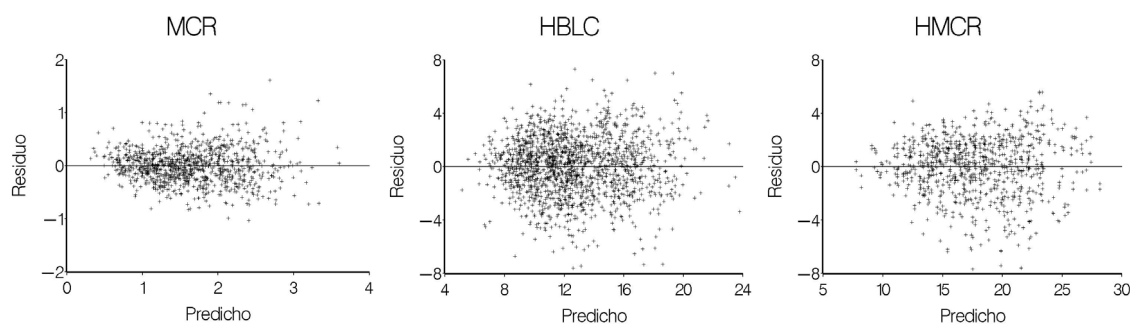
Las variables explicativas seleccionadas en la modelización del radio máximo de la copa ( $MCR$ ) fueron el diámetro normal ( $d$ ), la edad ( $t$ ) y el área basimétrica ( $G$ ). El modelo predice un  $MCR$  mayor a medida que aumenta el tamaño del árbol (diámetro), y reduce este valor a medida que aumentan el área basimétrica y la edad de la masa, lo que tiene sentido biológico. El modelo explicó el 76% de la variabilidad del radio máximo de la copa, con un error medio de 0,32 m.

En la modelización de la altura de la base de la copa ( $HBLC$ ) se incluyeron como variables explicativas el diámetro normal ( $d$ ) y la altura del árbol ( $h$ ), además de las variables de masa edad ( $t$ ) y altura dominante ( $H_0$ ). El modelo predice mayores valores de  $HBLC$  a medida que aumenta la altura del árbol y la edad y la altura dominante de la masa. En cambio, a medida que aumenta el diámetro la altura de copa viva disminuye, indicando que un árbol de una determinada altura tendrá una copa más larga (una altura de copa más pequeña) a medida que el diámetro sea mayor (árboles menos esbeltos), resultado razonable, al ser la anchura del dosel de copas mayor en el caso de rodales

menos densos y, por tanto, de mayores diámetros. El modelo explicó el 64% de la variabilidad de la altura de la base de la copa, con un error medio de 2,31 m.

En la modelización de la altura desde el radio máximo de copa hasta la base del árbol (*HMCR*) las variables explicativas seleccionadas fueron el diámetro normal (*d*) y la altura del árbol (*h*), además de las variables de masa edad (*t*) e índice de sitio (*IS*). Al igual que en el caso anterior, el modelo predice mayores valores de *HMCR* a medida que aumenta la altura del árbol y la edad y el índice de sitio de la masa; y menores valores para árboles de mayor diámetro (en igualdad de condiciones con respecto a las otras variables). El modelo explicó el 77% de la variabilidad, con un error medio de 2,16 m.

En la figura 6 se muestran los gráficos de residuos frente a valores predichos de las variables modelizadas, no observándose en ningún caso un comportamiento sistemático que lleve a rechazar las hipótesis básicas en los análisis de regresión.



**Figura 6.** Gráficos de residuos frente a valores predichos de *MCR*, *HBLC* y *HMCR*.

Rautiainen y Stenberg (2005) también modelizaron las variables *MCR* y *HMCR* en su estudio sobre el perfil de copa de *Pinus sylvestris* en Finlandia. Para ello utilizaron modelos lineales con las variables diámetro normal y altura como variables independientes. Sus modelos explicaron un 44% y un 72% de la variabilidad con errores medios de 0,44 m y 2,25 m para el radio de copa máximo y la altura a la que se encuentra éste, respectivamente.

Las ecuaciones aquí desarrolladas incluyen en su formulación variables de masa como la edad, variables que expresan el tamaño, como la altura y el diámetro, variables de sitio como la altura dominante y el índice de sitio y variables de competencia, como el área basimétrica. De esta forma, las condiciones de la masa y las condiciones propias de cada árbol, afectan al perfil de copa, modificándolo con el paso del tiempo y en función de las características de la masa.

### 3.3. Comparación de modelos

Las tres variables modelizadas en el punto anterior son costosas de medir en campo y no se suelen considerar en los inventarios tradicionales. Debido a esto, para comparar los mejores modelos para estimar la forma de la copa, se incluyeron los valores modelizados

de estas variables en su formulación. Las variables fueron incluidas en el modelo de perfil de copa por orden decreciente de dificultad de medición; así, se incluyó en primer lugar el radio máximo de la copa (*MCR*), que es la variable que requiere un mayor esfuerzo de medición, luego la altura a la que se encuentra el radio máximo de la copa (*HMCR*) y finalmente la altura de la base de la copa (*HBLC*). Estas dos últimas variables son relativamente fáciles de medir en campo con el empleo de los modernos hipsómetros electrónicos. Los estadísticos de comparación de estos modelos se muestran en la tabla 6.

**Tabla 6.** Estadísticos de ajuste de los modelos analizados, modelizando las variables *HMCR*, *MCR* y *HBLC*.

Modelo	Variables modelizadas									
	–		<i>HMCR</i>		<i>MCR</i>		<i>HMCR, MCR</i>		<i>HMCR, MCR HBLC</i>	
	$R^2$	REMC	$R^2$	REMC	$R^2$	REMC	$R^2$	REMC	$R^2$	REMC
Polinomio de tercer grado	0,8398	0,2902	0,8398	0,2902	0,6290	0,4416	0,6290	0,4416	0,2391	0,6324
Combinación Kändler (1986)-elipse	0,9358	0,1837	0,8743	0,2570	0,7112	0,3896	0,6600	0,4227	0,2845	0,6132
Combinación Pretzsch (1992)-elipse	0,9358	0,1836	0,8746	0,2567	0,7117	0,3892	0,6612	0,4219	0,2857	0,6126
Combinación Marshall et al. (2003)-elipse	0,9359	0,1836	0,8745	0,2568	0,7125	0,3886	0,6622	0,4213	0,2867	0,6122
Combinación Rautiainen y Stenberg (2005)-elipse	0,9330	0,1876	0,8700	0,2613	0,7021	0,3956	0,6442	0,4324	0,2687	0,6198

El guión indica que no se han introducido ninguna de las variables modelizadas.

Cuando se miden las tres variables necesarias para el ajuste, los mejores modelos surgen de la combinación de los modelos de Kändler (1986), Pretzsch (1992) o Marshall et al. (2003) para la copa de luz y la elipse para la copa de sombra, presentando todos ellos resultados prácticamente idénticos. El modelo combinado Rautiainen y Stenberg (2005)-elipse presenta resultados ligeramente inferiores. Estos modelos se han comparado con el modelo polinómico de tercer grado, puesto que, como ya se ha dicho, el modelo polinómico de cuarto grado se rechazó debido a su elevada multicolinealidad. Para ello se introduce la variable *HMCR* modelizada. Con esto se consigue equiparar estos modelos al modelo polinómico, que sólo precisa para su utilización conocer las variables *HBLC* y *MCR*. Los resultados obtenidos siguen siendo favorables a los modelos combinados, que explican en torno a un 87% de la variabilidad en el radio de copa, con un error medio de 0,26 m. El modelo polinómico de tercer grado explica un 84% de la variabilidad en el radio de copa, con un error medio de 0,29 m.

Si en vez de modelizar *HMCR* se modeliza *MCR*, los resultados son peores, por lo que, de decidirse por modelizar alguna de estas variables, debe descartarse la modelización del radio máximo de copa en primer lugar.

Si se modelizan *HMCR* y *MCR* los tres primeros modelos combinados explican un 66% de la variabilidad en el radio de copa, con un error medio de 0,42 m. El error medio del modelo combinado Rautiainen y Stenberg (2005)-elipse sube a 0,43 m y el del modelo polinómico a 0,44 m.

Finalmente, si se modeliza también *HBLC*, los tres primeros modelos combinados explican aproximadamente el 29% de la variabilidad en el radio de copa, con un error medio de 0,61 m, siendo los resultados obtenidos por los otros dos modelos inferiores a éstos.

La similitud entre los estadísticos de ajuste de los modelos combinados de Kändler (1986), Pretzsch (1992) y Marshall et al. (2003) para la copa de luz y la elipse para la copa de sombra, no permiten seleccionar uno de ellos como superior a los demás. Por ello se analizaron también los gráficos de residuos frente a valores predichos para estos tres modelos (figura 7).

Se observa que a medida que se introducen variables modelizadas, los tres modelos tienen una distribución de residuos menos homogénea, con una cierta tendencia a la sobreestimación del radio de copa cuanto mayor es éste, pero sin que ninguno de ellos sea claramente superior a los otros.

El principal objetivo de este estudio era el desarrollo de un modelo de perfil de copa con el que poder calcular posteriormente el volumen de la misma, así como su sección a una determinada altura. Este cálculo requiere integrar el modelo. En este sentido, el modelo de Pretzsch (1992) puede integrarse directamente, sin la necesidad de acudir a métodos numéricos para ello.

Por esto, y debido a que los resultados que proporciona están entre los mejores, se elige finalmente el modelo de Pretzsch (1992) para la copa de luz, combinado con la elipse para la copa de sombra, para describir el perfil de copa de *Pinus radiata* en Galicia.

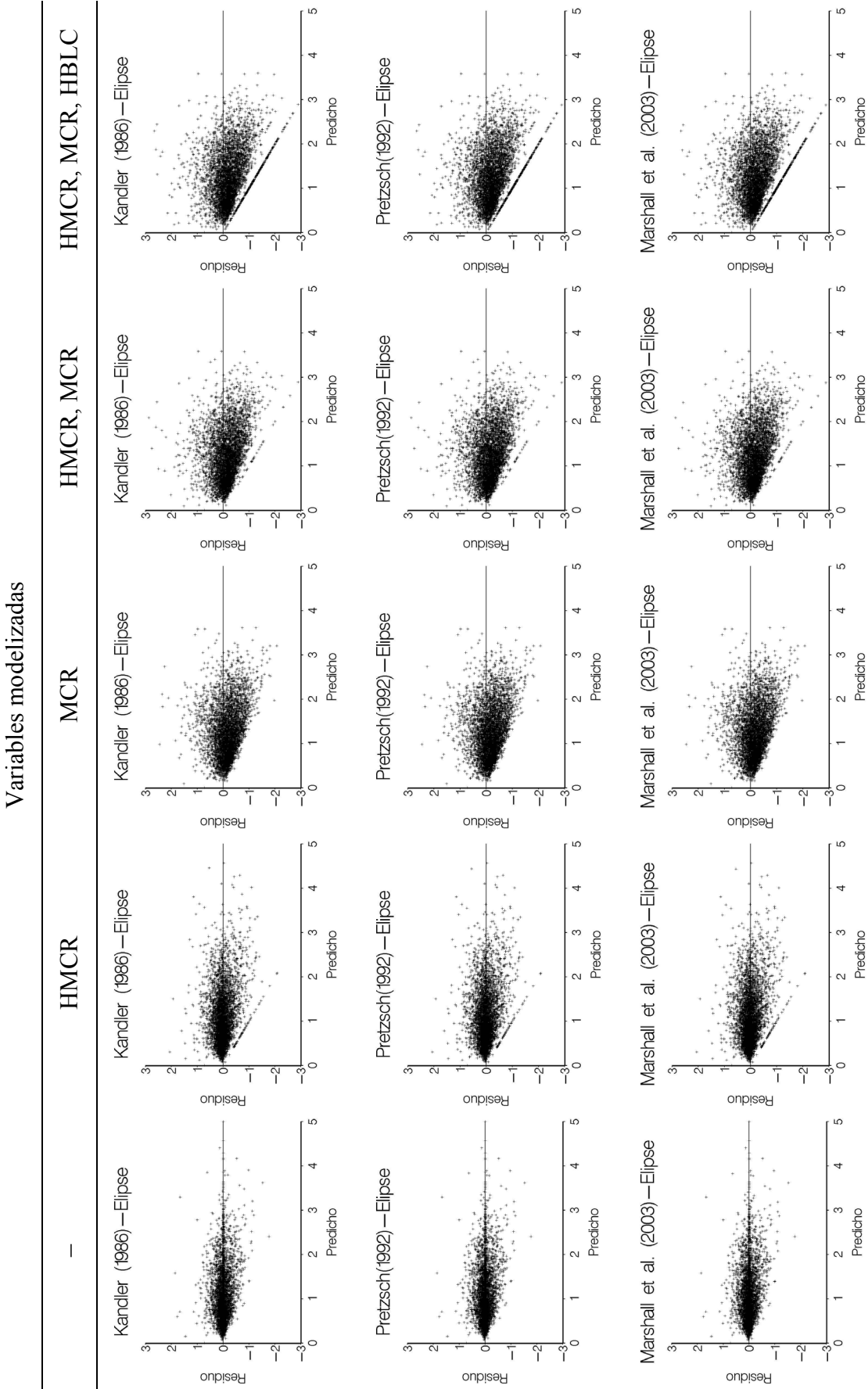


Figura 7. Gráficos de residuos frente a valores predichos de MCR, HBLC y HMCr.

## 4. Referencias bibliográficas

- Baldwin, C.V. Jr., Peterson, K.D., 1997. Predicting the crown shape of loblolly pine trees. *Can. J. For. Res.* 27, 102–107.
- Belsey, D.A., 1991. Conditioning diagnosis, collinearity and weak data in regression. John Wiley & Sons Inc., New York.
- Bi, H., 2000. Trigonometric variable-form taper equations for Australian eucalyptus. *For. Sci.* 46, 397–409.
- Biging, G.S., Wensel, L.C., 1990. Estimation of crown form for six conifer species of northern California. *Can. J. For. Res.* 20, 1137–1142.
- Biging, G.S., Dobbertin, M., 1992. A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. *For. Sci.* 38 (3), 695–720.
- Biging, G.S., Dobbertin, M., 1995. Evaluation of competition indices in individual tree growth models. *For. Sci.* 41(2), 360–377.
- Castedo-Dorado, F., Diéguez-Aranda, U., Álvarez-González, J.G., 2007. A growth model for *Pinus radiata* D. Don stands in north-western Spain. *Ann. For. Sci.* 64, 453–465.
- Clutter, J.L., Fortson, J.C., Pienaar, L.V., Brister, G.H., Bailey, R.L., 1983. Timber management: A quantitative approach. Krieger Publishing Company, New York.
- Colin, F., Houllier, F., 1992. Branchiness of Norway spruce in northeastern France: predicting the main crown characteristics from usual tree measurements. *Ann. Sci. For.* 49, 511–538.
- Cocchi, V., Meredieu, C., Stokes, A., Coligny, F. de, Suarez, J. Gardiner, B.A., 2005. Modelling the windthrow risk for simulated forest stands of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *For. Ecol. Manage.* 213, 184–196.
- Davies, O., 2006. Measuring and modelling sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carrière) and birch (*Betula* spp.) crowns, with special reference to terrestrial photogrammetry. Tesis Doctoral, School of the Environment and Natural Resources, University of Wales, Bangor.
- Diéguez-Aranda, U., Burkhart, H.E., Rodríguez-Soalleiro, R., 2005. Modelling dominant height growth of radiata pine (*Pinus radiata* D. Don) plantations in north-western Spain. *For. Ecol. Manage.* 215, 271–284.
- Doruska, P.F., 1998. Methods for quantitatively describing tree crown profiles of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, Virginia.
- Doyle, T.W., 1983. Competition and growth relationships in a mixed-aged, mixed-species forest community. Tesis Doctoral, University of Tennessee, 86 pp.
- Draper, N.R., Smith H., 1981. Applied regression analysis. John Wiley & Sons, New York.
- Fahlvik, N., Ekö, P.M., Pettersson, N., 2005. Influence of precommercial thinning grade on branch diameter and crown ratio in *Pinus sylvestris* in southern Sweden. *Scand. J. For. Res.* 20, 243–251.
- Fernandes, P., Rigolot, E., 2007. The fire ecology and management of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *For. Ecol. Manage.* 241, 1–13.
- Gadow, K.v., Real, P., Álvarez González, J.G., 2001. Modelización del crecimiento y la evolución de los bosques. IUFRO World Series vol. 12, Viena, 242 pp.
- Gardiner, B.A., Peltola, H., Kellomaki, S., 2000. Comparison of two models for predicting the critical wind speed required to damage coniferous trees. *Ecol. Model.* 129, 1–23.

- Gardiner, B.A., Suárez, J., Achim, A., Hale, S., Nicoll, B., 2004. Forest GALES User's guide. Forestry Commission, 60 pp.
- Grace, J.C., Jarvis, P.G., Norman, J.M., 1987. Modelling the interception of solar radiant energy in intensively managed stands. *New Zeal. J. For. Sci.* 17, 193–209.
- Hale, S., 2004. Managing Light to Enable Natural Regeneration in British Conifer Forests. Forestry Commission Information Note 63, Edinburgh: Forestry Commission.
- Hann, D.W., Hanus, M.L., 2004. Evaluation of nonspatial approaches and equation forms used to predict tree crown recession. *Can. J. For. Res.* 34, 1993–2003.
- Hartley, H.O., 1961. The modified Gauss-Newton method for the fitting of nonlinear regression functions by least squares. *Technometrics* 3, 269–280.
- Hatch, C.R., Gerrard, D.J., Tappeiner II, J.C., 1975. Exposed crown surface area: A mathematical index of individual tree growth potential. *Can. J. For. Res.* 5, 224–228.
- Hussein, K.A., Albert, M., Gadow, K.v., 2000. The crown window-a simple device for measuring tree crowns. *Forstw. Cbl.* 119, 43–50.
- Kändler, G., 1986. Ermittlung von bestandesparametern als Eingangsgrößen für Interzeptionsmodelle mit Hilfe aerophotogrammetrischer Verfahren. *Mitteilungen der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Baden- Württemberg*, Nr. 127.
- Keddy, P.A., 1989. Population and community biology. Competition. Chapman & Hall, London.
- Kozak, A., 1997. Effects of multicollinearity and autocorrelation on the variable-exponent taper functions. *Can. J. For. Res.* 27, 619–629.
- Kozak, A., Kozak, R., 2003. Does cross validation provide additional information in the evaluation of regression models? *Can. J. For. Res.* 33, 976–987.
- Marshall, D.D., Johnson, G.P., Hann, D.W., 2003. Crown profile equations for stand-grown western hemlock trees in northwestern Oregon. *Can. J. For. Res.* 33, 2059–2066.
- Mawson, J.C., Thomas, J.W., DeGraaf, R.M., 1976. Program HTVOL: the determination of tree crown volume by layers. USDA For. Serv., Res. Pap. NE 354, 9 p.
- Mohren, G.M.J., 1987. Simulation of forest growth, applied to Douglas-fir stands in the Netherlands. Unpublished Ph.D. dissertation, Agricultural University of Wageningen, The Netherlands.
- Myers, R.H., 1990. Classical and Modern Regression with Applications (Second Ed.). Duxbury Press, Belmont, CA.
- Neter, J., Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J., Wasserman, W., 1996. Applied linear statistical models (Fourth Ed.). McGraw-Hill, New York.
- Pretzsch, H., 1992. Konzeption und Konstruktion von Wuchsmodellen für Rein- und Mischbestände. *Forstliche Forschungsberichte München*, 115. Forstwissenschaftliche Fakultät der Universität München und der Bayer, Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt, München.
- Rautiainen, M., Stenberg, P., 2005. Simplified tree crown model using standard forest mensuration data for Scots pine. *Agr. For. Met.* 128, 123–129.
- Sánchez, F., Rodríguez, R., Rojo, A., Álvarez, J.G., López, C.A., Gorgoso, J.J., Castedo, F., 2003. Crecimiento y tablas de producción de *Pinus radiata* D. Don en Galicia. *Invest. Agr. Sist. Recur. For.* 12(2), 65–83.
- SAS Institute Inc., 2004a. SAS/ETS® 9.1 User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- SAS Institute Inc., 2004b. SAS/STAT® 9.1 User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.



- Smith, W.R., 1990. The static geometric modeling of three-dimensional crown competition. In: Dixon et al. (eds.), Process modeling of forest growth responses to environmental stress, Timber Press, Portland, Oregon, pp. 294–302.
- Zeide, B., 1990. Fractal geometry and forest measurements. USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. PNW-263, pp. 260–266.
- Zeide, B., Gresham, C.A., 1991. Fractal dimensions of tree crowns in three loblolly pine plantations of coastal South Carolina. Can. J. For. Res. 21, 1208–1212.
- Zimmerman, D.L., Núñez-Antón, V., 2001. Parametric modelling of growth curve data: An overview (with discussion). Test 10(1), 1–73.

# Influencia de la competencia en el crecimiento individual de *Pinus radiata* D. Don en Galicia

## Resumen

En este trabajo se analiza la influencia que la competencia ejerce sobre el crecimiento en diámetro normal, en sección normal y en altura en las plantaciones de *Pinus radiata* D. Don de Galicia. Para ello se utilizaron los datos obtenidos en tres inventarios realizados en 1995, 1998 y 2004 en la red de parcelas que la *Unidade de Xestión Forestal Sostible* (UXFS) de la Universidad de Santiago de Compostela mantiene en plantaciones de dicha especie en esta región. Se dispuso de las coordenadas de los árboles en 44 parcelas, por lo que se analizó el efecto de la competencia mediante 18 índices de competencia independientes de la distancia entre los pies y de 11 dependientes de la distancia, evaluándose también para éstos últimos 11 criterios de selección de árboles competidores diferentes. Se concluye que los índices independientes de la distancia presentan resultados ligeramente peores que los dependientes para el crecimiento en diámetro y en sección normal, y claramente superiores para el crecimiento en altura.

**Palabras clave:** índice de competencia, criterio de selección de competidores, plantaciones.

## Summary

The effect of competition on individual tree growth in *Pinus radiata* D. Don plantations in Galicia (northwestern Spain) was analysed. The data used were obtained from the inventories carried out in 1995, 1998 and 2004 in a network of permanent plots established by the *Unidade de Xestión Forestal Sostible* (Sustainable Forest Management Unit) of the University of Santiago de Compostela in pure plantations of this species of pine in its area of distribution in Galicia. As spatial information was available in a subset of 44 plots, both distance-independent (eighteen) and distance-dependent (eleven) competition indices were used to explain the effect of competition. Eleven competitor selection methods were tested in combination with the distance-dependent indices. Distance-independent competition indices showed slightly worse results than distance-dependent indices for predicting diameter and individual basal area increments, and better results for height increment.

**Key words:** competition index, competitor selection method, plantations.

## 1. Introducción

La competencia puede definirse como el efecto negativo que un organismo ejerce sobre otro debido al consumo o al control que realiza sobre el acceso a un determinado recurso (luz, agua o nutrientes) de disponibilidad limitada (Keddy, 1989). El efecto de la competencia puede llevar hacia una reducción en la supervivencia, el crecimiento o la reproducción del individuo afectado (Begon et al., 1986), siendo una de las fuerzas fundamentales en la evolución y funcionamiento de los ecosistemas (Keddy, 1989).

Desde el punto de vista vegetal, Ford y Sorrensen (1992) sintetizaron los efectos de la competencia en cinco axiomas básicos:

- ✓ Las plantas al crecer modifican su entorno, reduciendo así los recursos disponibles para otras plantas con las que compiten.
- ✓ La interacción espacial es el principal mecanismo de competición.
- ✓ Debido a la disminución de los recursos, las plantas ven reducido su crecimiento y el efecto final de la competencia es la muerte.
- ✓ Las plantas se adaptan a los cambios de su entorno, responden a la competencia y modifican la naturaleza de dicha competencia.
- ✓ En los procesos de competencia hay diferencias entre especies.

El crecimiento de un árbol es un proceso mucho más complicado que el incremento de su volumen: mediante un proceso de diferenciación se van formando una gran variedad de nuevas células, tejidos y órganos que permiten al árbol adaptarse a los cambios que se producen en el ambiente que le rodea. Esta capacidad de adaptación causa modificaciones en la pauta de crecimiento (Mitscherlich, 1971, 1975; Raven et al., 1987). Todavía no se conocen bien los mecanismos que regulan los procesos de adaptación, aunque se acepta universalmente que uno de los efectos de la competencia que más afecta al crecimiento de un árbol es la interacción espacial con otros árboles (Gadow et al., 2001). Un índice de competencia es cualquier índice que estima la competencia total a la que se ve afectado el crecimiento de un árbol (Biging y Dobbertin, 1992).

La competencia en plantaciones forestales monoespecíficas puede ser simétrica o bilateral, o bien asimétrica o unilateral. En el primer caso, las plantas obtienen recursos de forma proporcional a su tamaño, manteniendo sus diferencias relativas a medida que crecen. Esta es la forma aceptada de competencia radical, por agua y nutrientes. La competencia asimétrica se produce mediante el acceso a una cantidad desproporcionada de recursos por los árboles mayores, que de esta forma suprimen a los más pequeños, lo que deriva en menor diversidad de tamaños a medida que las plantas crecen. Esta es la forma más aceptada de competencia por la luz (Schwinning y Weiner, 1998).

Según la división clásica de Munro (1974), los índices de competencia se pueden agrupar en dos categorías:

- ✓ Índices independientes de la distancia entre pies. Estos índices no tienen en cuenta la distribución espacial de los árboles, por lo que no requieren la obtención de las coordenadas de los mismos. Los efectos de la competencia se introducen a través de funciones simples de las variables de masa o de dimensiones de los individuos.
- ✓ Índices dependientes de la distancia entre pies. Estos índices tienen en cuenta la distribución espacial de los árboles. Consideran que las variables de masa y las dimensiones de los individuos no son suficientes para explicar la competencia ejercida por los pies vecinos y requieren seleccionar los árboles que compiten con el pie objetivo y determinar en qué grado lo hacen. Los índices dependientes de la distancia se pueden dividir en tres grupos (Doyle, 1983): i) índices basados en razones de tamaños ponderados por las distancias, ii) índices basados en la superposición de las copas o de las zonas de influencia de cada árbol y iii) índices basados en el espacio disponible para el crecimiento. A estos tres grupos se puede añadir un cuarto (Vanclay, 1994): iv) índices basados en el efecto de la sombra y la constricción sobre el crecimiento de un árbol.

La necesidad de predecir el crecimiento de las masas forestales y su respuesta a las actuaciones selvícolas ha sido y es uno de los objetivos fundamentales de la investigación forestal, ya que la clave para una correcta gestión radica en un profundo conocimiento de los procesos de crecimiento. En este sentido, los modelos de crecimiento son una herramienta muy valiosa para los selvicultores y gestores forestales, al permitir predecir el desarrollo de una masa y, por tanto, facilitar la selección de las mejores alternativas de gestión en función de unos objetivos fijados a priori, anticipándose a las consecuencias que una determinada acción tiene sobre el sistema (Castedo-Dorado, 2004).

Aunque existen diversas clasificaciones de los modelos de crecimiento (García, 1988; Erviti, 1991; Vanclay, 1994; Davis et al., 2001), casi todas ellas coinciden en considerar las diferentes unidades de predicción, es decir, distinguen entre modelos de masa, modelos de clases diamétricas o modelos de árbol individual, según el nivel de detalle. Los primeros proporcionan directamente resultados por unidad de superficie, mientras que en los otros tipos de modelos los resultados de masa se obtienen agrupando los resultados de las clases diamétricas o de los árboles individuales.

Los objetivos de la gestión forestal determinan en gran medida el tipo de modelo de crecimiento y producción a desarrollar, la metodología más adecuada para su elaboración y, consecuentemente, los datos necesarios y la resolución para las estimaciones (Vanclay, 1994). Los modelos de masa son, generalmente, los primeros en desarrollarse cuando se programa el estudio del crecimiento para una determinada especie y zona geográfica. Su

principal limitación es que suelen proporcionar información dasométrica limitada (en algunos casos sólo el volumen de masa). Dado que una gestión forestal efectiva requiere información más detallada acerca de la estructura de la masa y de la clasificación de los productos que proporciona según destinos comerciales, el siguiente paso lógico en el estudio de la especie es el desarrollo de modelos de crecimiento de árbol individual. Estos modelos simulan correctamente la distribución diamétrica para proyecciones a corto plazo y permiten considerar diferentes tipos de intervenciones selvícolas.

Según Gadow y Hui (1999) y Schröder (2000), la cuantificación del efecto de la competencia es uno de los factores indispensables para la construcción de un modelo de árbol individual. La naturaleza del índice de competencia empleado va a definir el modelo de crecimiento obtenido: modelos de crecimiento dependientes o independientes de la distancia entre los pies.

Aparentemente se podría esperar un mejor comportamiento de aquellos modelos que incorporan índices dependientes de la distancia frente a aquellos de mayor simplicidad basados únicamente en valores medios por parcela y/o funciones simples de dimensiones de los individuos. Sin embargo, la mayoría de las comparaciones realizadas entre modelos dependientes e independientes de la distancia no reflejan tales diferencias (p. ej., Alemdag, 1978; Noone y Bell, 1980; Martin y Ek, 1984; Daniels et al., 1986), debido fundamentalmente a que los procesos que controlan la competencia entre individuos no se conocen bien en la actualidad, lo que dificulta el desarrollo de índices con base biológica (Soares y Tomé, 1999). Este hecho indica una clara posibilidad de mejora futura en este tipo de índices a medida que se avance en el conocimiento de los procesos implicados en la competencia.

Existen numerosos trabajos que han tratado de estimar el efecto que los pies competidores tienen en el crecimiento en sección de un árbol para diferentes especies (p. ej., Clark y Evans, 1954; Alemdag, 1978; Lorimer 1983; Tomé y Burkhart, 1989; Biging y Dobbertin, 1995; Bachmann, 1998).

Estudios realizados en varios países y para diferentes especies han mostrado mejoras en la estimación del crecimiento en diámetro cuando se ha incluido un índice de competencia en el modelo de árbol individual, en comparación con modelos simples que no los incluían (Bella, 1971; Pukkala y Kolström, 1987; Tomé y Burkhart, 1989; Biging y Dobbertin, 1992; Pretzsch et al., 2002).

En España cabe mencionar el modelo de crecimiento de árbol individual desarrollado por Martínez Millán y Madrigal (1982) para *Eucalyptus camaldulensis* en la provincia de Huelva, en el que se incluyó el índice dependiente de la distancia de Gerrad (1969). Estudios más recientes (p. ej., Palahí et al., 2003; Calama y Montero, 2005) utilizaron índices de competencia independientes de la distancia, como el *BAL* (Wykoff et al., 1982) o el ratio entre el diámetro normal y el diámetro medio cuadrático.

En Galicia, los trabajos sobre competencia son todavía escasos. Cabe destacar el realizado por Álvarez et al. (2003), sobre la influencia de la competencia en el

crecimiento en sección de *Pinus radiata* D. Don. Este estudio integra el índice de competencia en un modelo de crecimiento en sección normal de árbol individual que incluye también como variables independientes el diámetro normal del árbol objetivo en el instante inicial y otras variables de masa. Los resultados obtenidos con este modelo se compararon con los obtenidos con un modelo que no incluye ningún índice de competencia, con el objetivo de cuantificar la aportación de éste en la capacidad estimativa del modelo. En este trabajo solamente se dispuso de un inventario de los árboles en cada parcela, que se completó con información sobre el crecimiento en diámetro de los últimos cinco años medido en canutillos extraídos con Barrena de Pressler. Por tanto, el modelo de crecimiento en sección desarrollado es adecuado para estimar el crecimiento en los últimos años, pero no para el crecimiento futuro. Para ello sería necesario contar con dos o más inventarios y modelizar el crecimiento entre ellos a partir de la situación del árbol en el inventario de partida.

Los objetivos de este estudio son: a) estimar el efecto que la competencia ejerce sobre el crecimiento (en diámetro y sección normales y en altura) del pino radiata en Galicia, b) comparar la capacidad estimativa de los índices de competencia independientes y dependientes de la distancia entre los pies y c) identificar el mejor índice de competencia o la mejor combinación de un índice de competencia con un criterio de selección de competidores. El índice o índices elegidos deberían ser fáciles de obtener y de implementar en un modelo de crecimiento de árbol individual para la especie en Galicia.

## 2. Material y métodos

### 2.1. Datos

En este trabajo se emplearon los datos recogidos en una red de 223 parcelas que la *Unidade de Xestión Forestal Sostible* (UXFS) de la Universidad de Santiago de Compostela mantiene en plantaciones monoespecíficas de pino radiata en Galicia. Las parcelas son rectangulares y su tamaño oscila entre 625 y 1200 m<sup>2</sup>, dependiendo de la densidad de la masa, para inventariar un mínimo de 30 árboles por parcela. Las parcelas fueron instaladas de manera que representasen las diferentes combinaciones de edad, densidad y calidad de estación existentes en las masas objeto de estudio. Una descripción detallada de estas parcelas aparece en Castedo-Dorado et al. (2007).

Los datos fueron recogidos en tres momentos distintos: las parcelas fueron instaladas e inventariadas por primera vez entre los años 1995 y 1996; el segundo inventario tuvo lugar entre los años 1998 y 1999, y el tercer inventario se llevó a cabo entre los años 2004 y 2005. En cada parcela e inventario se realizaron dos mediciones perpendiculares del diámetro normal ( $d$ , cm, a 1,3 m sobre el nivel del suelo) de todos los árboles inventariables ( $d > 5$  cm), utilizando una forcípula con graduación milimétrica, y

siguiendo las direcciones de los lados de la parcela. Asimismo, se midió con hipsómetro (Blume-Leiss en el primer inventario y Vertex en los dos siguientes) la altura total ( $h$ , m) de 30 árboles elegidos aleatoriamente en cada parcela, y de la proporción, en función de la superficie de la misma, de los 100 pies más gruesos por hectárea con aspecto de dominantes. Se anotaron también variables descriptivas de cada árbol, p. ej. si estaban vivos o muertos, o si presentaban alguna deformación y de qué tipo.

En el tercer inventario se midieron con una estación total las coordenadas de todos los árboles en una submuestra de 44 parcelas. De esta manera se dispuso de información espacial para el cálculo de índices de competencia dependientes de la distancia entre pies. En ellas también se midió la altura de copa viva ( $HBLC$ , m, definida como la altura a la que se encuentra la inserción en el tronco del primer verticilo que contiene acículas vivas y forma parte de la copa como un conjunto) y dos diámetros perpendiculares de la copa ( $MCW$ , m, medidos siempre según las direcciones de los lados de las parcelas) en los 30 árboles elegidos aleatoriamente en cada parcela en los que se había medido la altura. Estos datos se utilizaron para desarrollar ecuaciones que relacionen estas variables con otras variables de masa de medición más sencilla (p. ej. diámetro, altura, área basimétrica), y así poder calcular la longitud y la anchura de copa para todos los árboles. Estas ecuaciones se desarrollaron en el capítulo II de esta tesis.

Para calcular la altura total de todos los árboles en cada parcela, necesaria para el cálculo de determinados índices, se utilizó la ecuación propuesta por Castedo-Dorado et al. (2006), para masas de pino radiata en Galicia.

En la tabla 1 se muestran los estadísticos descriptivos (media, mínimo, máximo y desviación estándar) de las variables más importantes de las parcelas para las que se dispone de información espacial.

**Tabla 1.** Estadísticos descriptivos de las variables de árbol y de masa utilizadas. Los datos reflejan estadísticos de posición y de dispersión para el conjunto de los tres inventarios de la muestra de 44 parcelas con información espacial.

Variable	Media	Mínimo	Máximo	Desviación estándar
$d$	20,3	5,0	57,3	8,0
$h$	18,2	6,5	31,6	5,1
$N$	894	280	2032	457
$G$	35,9	20,3	51,0	8,1
$D_g$	24,7	12,5	41,0	7,1
$H_0$	22,3	9,9	32,9	4,9
$t$	24,4	11	41	7,7
$IS$	20,1	13,3	26,1	2,9

$d$ : diámetro normal (cm, 1,3 m por encima del nivel del suelo);  $h$ : altura total (m);  $N$ : número de pies por hectárea;  $G$  área basimétrica ( $m^2 ha^{-1}$ );  $D_g$ : diámetro medio cuadrático (cm);  $H_0$ : altura dominante (m);  $t$ : edad (años);  $IS$ : índice de sitio, definido como la altura dominante (m) que una masa alcanza a los 20 años de edad, y determinada mediante el sistema de calidad de estación desarrollado por Diéguez-Aranda et al., (2005).

## 2.2. Índices de competencia analizados

Las tablas 2 y 3 muestran los distintos índices de competencia analizados en este estudio: dieciocho independientes (IC<sub>i1</sub>-IC<sub>i18</sub>) y once dependientes de la distancia entre pies (IC<sub>d1</sub>-IC<sub>d11</sub>).

**Tabla 2.** Expresión matemática de los índices de competencia independientes de la distancia analizados.

Índice	Origen	Expresión
IC <sub>i1</sub>	Número de pies por hectárea ( <i>N</i> )	$n10000/S$
IC <sub>i2</sub>	Área basimétrica por hectárea ( <i>G</i> )	$\pi/4 \sum_{i=1}^{i=n} d_i^2 10000/S$
IC <sub>i3</sub>	Reineke (1933) ( <i>SDI</i> )	$10^{(\log N + 1,605 \log D_g - 1,605)}$
IC <sub>i4</sub>	Fracción de cabida cubierta ( <i>FCC</i> )	$\pi/4 \sum_{i=1}^{i=n} dc_i^2 100/S$
IC <sub>i5</sub>	Índice de Hart ( <i>IH</i> )	$100/(H_0 \sqrt{N})$
IC <sub>i6</sub>	Krajicek et al. (1961) ( <i>CCF</i> )	$\pi/4 \sum_{i=1}^{i=n} dcm_i^2 100/S$
IC <sub>i7</sub>	Ritchie y Hann (1982) ( <i>CCF<sub>L</sub></i> )	$\pi/4 \sum dcm_{mayor_i}^2 100/S$
IC <sub>i8</sub>	Wykoff et al. (1982) ( <i>BAL</i> )	$\pi/4 \sum d_{mayor_i}^2 10000/S$
IC <sub>i9</sub>	Vanclay (1991) ( <i>BAL<sub>R</sub></i> )	$BAL/G$
IC <sub>i10</sub>	Schröder y Gadow (1999) ( <i>BALMOD</i> )	$(1 - [1 - (BAL/G)])/IH$
IC <sub>i11</sub>	Ratio diámetro/diámetro medio cuadrático	$d_i/D_g$
IC <sub>i12</sub>	Ratio sección normal/área basimétrica	$g_i/G$
IC <sub>i13</sub>	Ratio área basimétrica-diámetro	$(g_i/G)^{d_i/D_g}$
IC <sub>i14</sub>	Ratio diámetro de copa-diámetro	$dc_i/d_i$
IC <sub>i15</sub>	Biging y Dobbertin (1995) ( <i>CC<sub>L</sub></i> )	$\pi/4 \sum dc_{mayor_i}^2 10000/S$
IC <sub>i16</sub>	Biging y Dobbertin (1995) ( <i>CV<sub>L</sub></i> )	$\sum Vc_{mayor_i} 10000/S$
IC <sub>i17</sub>	Biging y Dobbertin (1995) ( <i>CC<sub>p</sub></i> )	$\pi/4 \sum_{j \neq i} dc_j^2 10000/S$
IC <sub>i18</sub>	Biging y Dobbertin (1995) ( <i>CV<sub>p</sub></i> )	$\sum_{j \neq i} Vc_j 10000/S$

*n*: número de pies por parcela; *S*: superficie de la parcela (m<sup>2</sup>); *d<sub>i</sub>*: diámetro normal del árbol objetivo (cm); log: logaritmo decimal; *dc<sub>i</sub>*: diámetro de copa, en proyección horizontal, del árbol objetivo (m); *dcm<sub>i</sub>*: diámetro de copa máximo (en crecimiento libre) del árbol objetivo (m) estimado mediante la ecuación propuesta por Condés y Sterba (2005); *d<sub>mayor<sub>i</sub></sub>*: diámetro normal de los árboles mayores que el árbol objetivo (cm); *g<sub>i</sub>*: sección normal del árbol objetivo (m<sup>2</sup>); *dcm<sub>mayor<sub>i</sub></sub>*: diámetro de copa, en proyección horizontal, de los árboles mayores que el árbol objetivo (m); *Vc<sub>mayor<sub>i</sub></sub>*: volumen de copa de los árboles mayores que el árbol objetivo (m<sup>3</sup>); *Sc<sub>mayor<sub>i</sub></sub>*: superficie total de copa de los árboles mayores que el árbol objetivo (m<sup>2</sup>); *dc<sub>j</sub>*: diámetro de copa, en proyección horizontal, del árbol competidor (m); *Vc<sub>j</sub>*: volumen de copa del árbol competidor (m<sup>3</sup>).



Muchos de estos índices han proporcionado buenos resultados en estudios previos (p. ej. Pukkala y Kolström, 1987; Tomé y Burkhart, 1989; Biging y Dobbertin, 1992, 1995; Bachmann, 1998; Schröder y Gadow, 1999; Álvarez et al., 2003; Corral-Rivas et al., 2005; Calama y Montero, 2005).

$IC_{i1}$  e  $IC_{i2}$  son el número de pies por hectárea y el área basimétrica por hectárea respectivamente. Son dos formas tradicionales de medir la densidad en una masa e informan acerca de la competencia global a la que se ven sometidos los individuos dentro de la misma.  $IC_{i3}$  representa el índice de densidad de Reineke (1933), que está basado en el número de pies por hectárea de las parcelas y en su diámetro medio cuadrático.  $IC_{i4}$  es la fracción de cabida cubierta ( $FCC$ ), que expresa el área de las copas, proyectada sobre el plano horizontal, como un porcentaje del área total de la parcela.  $IC_{i5}$  es el índice de Hart ( $IH$ ), que indica el espacio disponible para el crecimiento de cada árbol.

$IC_{i6}$  representa el factor de competencia de copas ( $CCF$ ), definido como el porcentaje del área de crecimiento ocupada por la proyección de las copas, asumiendo que cada árbol crece libremente (sin competencia). Para estimar el diámetro de copa máximo alcanzado por un árbol en condiciones de libre competencia se utilizó la ecuación propuesta por Condés y Sterba (2005):

$$\ln dcm_i = -0,530 + 0,565 \ln d_i + 0,272 h_i \quad [1]$$

donde  $\ln$  es el logaritmo neperiano,  $dcm_i$  es el diámetro de copa máximo (m) alcanzado cuando el árbol crece sin competencia,  $d_i$  es el diámetro normal (cm) del árbol seleccionado y  $h_i$  es la altura (m) del árbol objetivo. El  $CCF$  fue modificado por Ritchie y Hann (1982) para calcular el factor de competencia de copas en los árboles mayores que el árbol seleccionado:  $CCF_L$  ( $IC_{i7}$ ).

$IC_{i8}$  computa la suma de las secciones normales de los árboles de mayor tamaño que el árbol seleccionado, expresando los resultados por hectárea ( $BAL$ ).  $IC_{i9}$  es el índice  $BAL$  dividido por el área basimétrica por hectárea, por lo que toma valores relativos entre 0 y 1 (Vanclay, 1991).  $IC_{i10}$  es una modificación del índice  $BAL$ , propuesta por Schröder y Gadow (1999), que incluye el área basimétrica y el índice de Hart en su formulación.

$IC_{i11}$ ,  $IC_{i12}$ ,  $IC_{i13}$  e  $IC_{i14}$  son respectivamente los ratios entre el diámetro normal del árbol seleccionado y el diámetro medio cuadrático de la parcela, entre su área basal y el área basal de la parcela, una combinación de las anteriores y entre su diámetro de copa en proyección horizontal y su diámetro normal. Los índices  $IC_{i15}$ - $IC_{i18}$  fueron propuestos por Biging y Dobbertin (1995).  $IC_{i15}$  computa la suma del área de las copas, proyectada sobre el plano horizontal, de los árboles de mayor tamaño que el árbol seleccionado, expresando los resultados por hectárea ( $CC_L$ ).  $IC_{i16}$  computa la suma de los volúmenes de las copas de los árboles de mayor tamaño que el árbol seleccionado, expresando los resultados por hectárea ( $CV_L$ ).  $IC_{i17}$  calcula la suma del área de las copas, proyectada sobre el plano horizontal, de todos los árboles competidores  $j$  ( $j \neq i$ ) a un porcentaje  $p$  de

la altura del árbol objetivo, expresando los resultados por hectárea ( $CC_p$ ).  $IC_{i18}$  es la suma del volumen de las copas de todos los árboles competidores  $j$  ( $j \neq i$ ) por encima de un porcentaje  $p$  de la altura del árbol seleccionado, expresando los resultados por hectárea ( $CV_p$ ). Para estos dos últimos índices se utilizó el valor del 66% de la altura del árbol seleccionado, dando lugar a los índices  $CC_{66}$  y  $CV_{66}$  respectivamente.

**Tabla 3.** Expresión matemática de los índices de competencia dependientes de la distancia analizados.

Índice	Origen	Expresión
ICd <sub>1</sub>	Staebler (1951)	$\sum_{i \neq j} L_{ij}$
ICd <sub>2</sub>	Gerrard (1969)	$\sum_{i \neq j} \{O_{ij} / Z_i\}$
ICd <sub>3</sub>	Bella (1971)	$\sum_{i \neq j} \{O_{ij} d_j / (Z_i d_i)\}$
ICd <sub>4</sub>	Hegyi (1974)	$\sum_{i \neq j} \{d_j / (d_i Dist_{ij})\}$
ICd <sub>5</sub>	Alemdag (1978)	$\sum_{i \neq j} \{\pi [(Dist_{ij} d_i) / (d_i + d_j)]^2 (d_j / Dist_{ij}) / \sum (d_j / Dist_{ij})\}$
ICd <sub>6</sub>	Martin y Ek (1984)	$\sum_{i \neq j} \{(d_j / d_i) \exp((16 Dist_{ij}) / (d_i + d_j))\}$
ICd <sub>7</sub>	Daniels et al. (1986)	$d_i^2 nc / \sum_{i \neq j} d_j^2$
ICd <sub>8</sub>	Braathe (1980)	$\sum_{i \neq j} \{h_i / (h_j Dist_{ij})\}$
ICd <sub>9</sub>	Biging y Dobbartin (1992) ( $CCS_p$ )	$\sum_{i \neq j} \{CC_j / (CC_i (Dist_{ij} + 1))\}$
ICd <sub>10</sub>	Biging y Dobbartin (1992) ( $CVS_p$ )	$\sum_{i \neq j} \{CV_j / (CV_i (Dist_{ij} + 1))\}$
ICd <sub>11</sub>	Biging y Dobbartin (1992) ( $CVU$ )	$\sum_{i \neq j} \{CVa_j / CV_i\}$

$L_{ij}$ : longitud del segmento que une los centros del árbol objetivo y de su competidor incluida en el área de solapamiento de sus zonas de influencia (m);  $O_{ij}$ : área de solapamiento entre las zonas de influencia del árbol objetivo y del árbol competidor ( $m^2$ ) calculada según la ecuación propuesta por Lee y Gadow (1997);  $Z_i$ : área de la zona de influencia del árbol objetivo ( $m^2$ );  $d_j$ : diámetro normal del árbol competidor (cm);  $Dist_{ij}$ : distancia, en proyección horizontal, entre el árbol objetivo y el árbol competidor (m);  $nc$ : número de árboles competidores;  $h_i$ : altura total del árbol objetivo (m);  $h_j$ : altura total del árbol competidor (m);  $CC_i$ : superficie de copa en proyección horizontal del árbol objetivo ( $m^2$ ) a un cierto porcentaje  $p$  de su altura;  $CC_j$ : superficie de copa en proyección horizontal del árbol competidor ( $m^2$ ) a un cierto porcentaje  $p$  de la altura del árbol objetivo;  $CV_i$ : volumen de copa del árbol objetivo ( $m^3$ ) por encima de un cierto porcentaje  $p$  de su altura;  $CV_j$ : volumen de copa del árbol competidor ( $m^3$ ) por encima de un cierto porcentaje  $p$  de la altura del árbol objetivo;  $CVa_j$ : volumen de copa del árbol competidor  $j$  ( $m^3$ ) por encima del punto  $a$ .

Para el cálculo del volumen y la sección de copa en este trabajo se utilizó el modelo de perfil de copa desarrollado en el capítulo I de esta tesis. Este modelo proporciona buenos resultados cuando se conocen la longitud total de la copa, su radio máximo y la altura a la que se encuentra el radio máximo. En el caso de que estos valores se modelicen, los resultados del modelo son peores a medida que se introducen más

variables modelizadas, lo cual limita su uso. Además, estas tres variables son costosas de medir en campo, y no se tienen en cuenta en los inventarios tradicionales.

Los índices  $ICd_1$  (Staebler, 1951),  $ICd_2$  (Gerrard, 1969) e  $ICd_3$  (Bella, 1971) se basan en la superposición de las zonas de influencia. La *zona de influencia* es una zona alrededor de cada árbol que determina sus posibilidades de crecimiento, y se define como el área en la que el árbol obtiene o compite por los recursos con los árboles que le rodean (Opie, 1968). En general, se asume que el área de influencia puede representarse por un círculo. El radio de este círculo depende del tamaño del árbol, de forma que cuanto mayor es éste más grande es su zona de influencia. Para su cálculo se utilizó la ecuación [1], que supone que el árbol crece sin competencia.

Los índices basados en razones de tamaños ponderados por las distancias consideran que la competencia que sobre un árbol ejercen los individuos que le rodean aumenta cuando se incrementa el tamaño de éstos y se reduce la distancia que los separa. Los índices  $ICd_4$ ,  $ICd_5$ ,  $ICd_6$ ,  $ICd_8$ ,  $ICd_9$  e  $ICd_{10}$  son de este tipo. Los tres primeros ( $ICd_4$  a  $ICd_6$ ) utilizan el diámetro normal como indicador del tamaño.  $ICd_8$  (Braathe, 1980) utiliza la altura total como indicador del tamaño de cada individuo e  $ICd_9$  e  $ICd_{10}$  la superficie de copa en proyección horizontal y el volumen de copa respectivamente, asumiendo que el crecimiento está relacionado con el área foliar del árbol (Kramer, 1988; Biging y Dobbertin, 1992; Nagel et al., 2002). Para el cálculo de estos dos índices se utilizó el valor del 66% de la altura del árbol objetivo, dando lugar a los índices  $CCS_{66}$  y  $CVS_{66}$  respectivamente.  $ICd_7$  e  $ICd_{11}$  se asemejan a los índices anteriores, pero no están ponderados por la distancia.  $ICd_7$  utiliza el diámetro normal como indicador del tamaño e  $ICd_{11}$  el volumen, pero el punto a partir del cual se consideran el valor del volumen de copa depende del criterio de selección de los pies competidores, como se explica en el apartado siguiente.

Para el cálculo de los índices que precisan conocer determinados parámetros de copa se utilizaron las ecuaciones desarrolladas en el capítulo II de esta tesis.

### 2.3. Criterios de selección de competidores

El valor de un índice de competencia depende tanto de su formulación matemática como del método utilizado para definir los vecinos que compiten con el árbol objetivo (Biging y Dobbertin, 1992). Algunos de los métodos propuestos consideran competidores todos los árboles incluidos en un círculo de radio fijo centrado en el árbol objetivo (Hegyi, 1974). Otros métodos se basan en radios variables, normalmente ponderados por las dimensiones del árbol objetivo y de sus competidores, como por ejemplo el diámetro o la altura (Daniels, 1976; Ford y Diggle, 1981), y otros combinan dos o más criterios diferentes (Biging y Dobbertin, 1992). Un tercer grupo lo constituyen los métodos que seleccionan los pies competidores por su proximidad al árbol objetivo y van eliminando

aquellos cuyo efecto competitivo está anulado por la presencia de un árbol seleccionado previamente como competidor (Lee y Gadow, 1997).

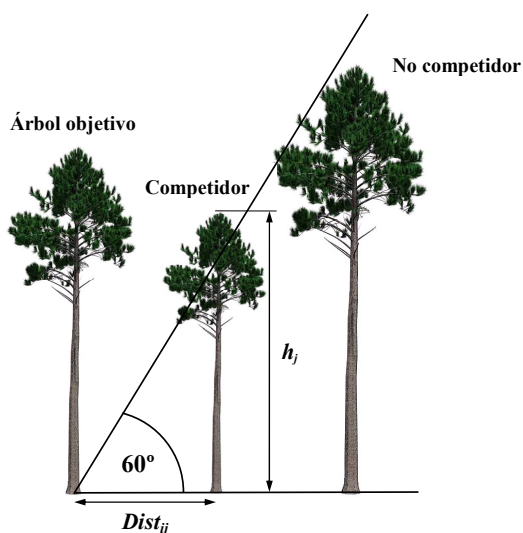
En este trabajo se han analizado once criterios de selección de árboles competidores, nombrados con los códigos C1 a C11, que fueron utilizados en estudios anteriores (p. ej. Martínez Millán y Madrigal, 1982; Pukkala y Kolström, 1987; Holmes y Reed, 1991; Biging y Dobbertin, 1992; Mäkinen, 1997; Schröder y Gadow, 1999; Álvarez et al., 2003; Corral-Rivas et al., 2005).

El criterio C1 selecciona como árboles competidores todos los incluidos en una parcela móvil de Bitterlich con centro en el árbol objetivo y con un factor de área basimétrica (BAF) igual a  $4 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ . Según esto, para que un árbol sea considerado como competidor del árbol objetivo su distancia a éste no puede ser superior a 25 veces su propio diámetro.

El criterio C2 considera como árboles competidores todos los seleccionados con el criterio C1 y además los pies más cercanos que se localicen dentro de cada uno de los cuadrantes definidos por los cuatro puntos cardinales.

El criterio C3 selecciona como competidores los cuatro árboles más cercanos al árbol objetivo.

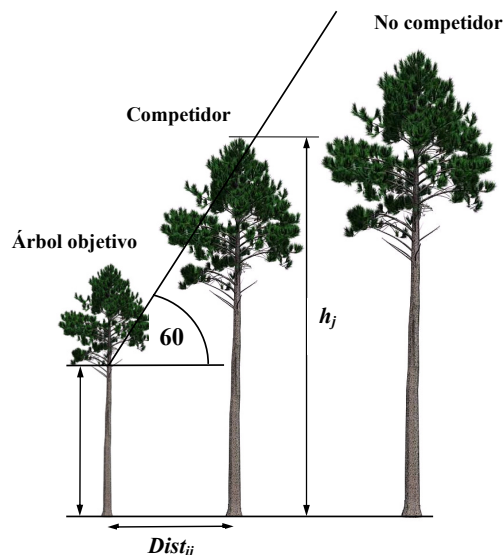
El criterio C4, propuesto por Biging y Dobbertin (1992), se basa en considerar competidores activos aquellos árboles cuya altura total ( $h_j$ ) supera una línea imaginaria trazada desde la base del árbol objetivo con una inclinación de  $60^\circ$  con respecto a la horizontal (Figura 1). Esta línea marca un punto *a* (en su intersección con el eje del árbol competidor), a partir del que se considera el volumen para calcular el índice de competencia  $\text{ICd}_{11}$  (Biging y Dobbertin, 1992).



**Figura 1.** Criterio de selección de competidores C4. De la figura se deduce que la relación entre distancia y altura que determina si un árbol se selecciona como competidor activo es

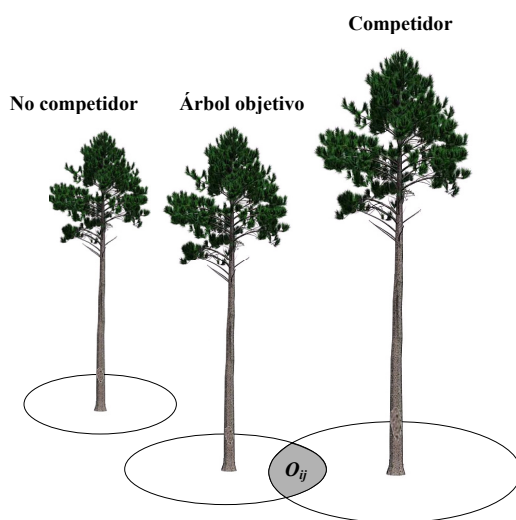
$$\tan 60^\circ = \frac{h_j}{\text{Dist}_{ij}} = 1,73 \Rightarrow \text{Dist}_{ij} \leq \frac{h_j}{1,73} .$$

El criterio C5 se diferencia del anterior en que la recta inclinada tiene su origen en la base de la copa del árbol objetivo (Figura 2). Esta línea marca un punto *a*, a partir del que se considera el volumen para calcular el índice de competencia IC<sub>d11</sub> (Biging y Dobbertin, 1992) (este índice se calculó únicamente para los criterios de selección de competidores C4 y C5).



**Figura 2.** Criterio de selección de competidores C5. De la figura se deduce que la relación entre distancia y altura que determina si un árbol se selecciona como competidor activo es  $\tan 60^\circ = \frac{h_j - HBC_i}{Dist_{ij}} = 1,73 \Rightarrow Dist_{ij} \leq \frac{h_j - HBC_i}{1,73}$ .

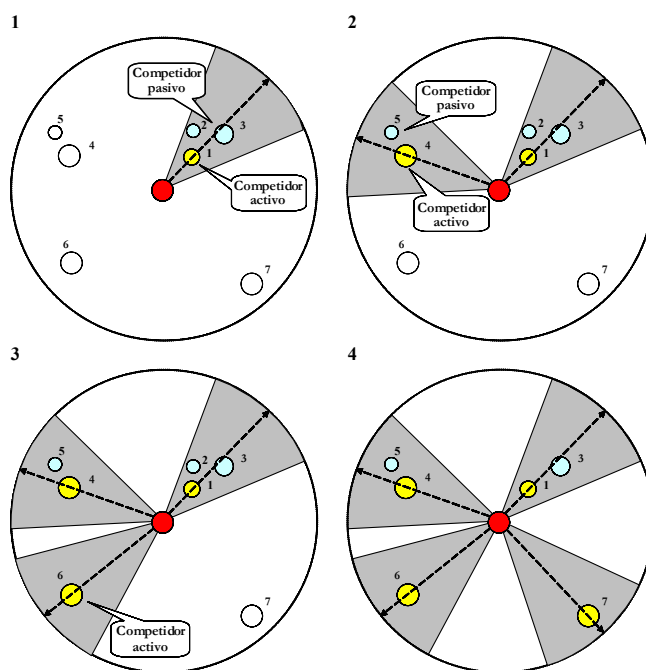
El criterio C6 (Figura 3) se basa en el concepto de zona de influencia, inicialmente propuesto por Staebler (1951).



**Figura 3.** Criterio de selección de competidores C6.  $O_{ij}$ : área de solapamiento entre las zonas de influencia del árbol objetivo y del árbol competidor ( $m^2$ ).

La zona de influencia potencial de un árbol está normalmente definida por un círculo cuyo centro está en la base de dicho árbol y cuyo radio depende del tamaño del mismo. Se consideran competidores activos todos aquellos pies cuya zona de influencia se solape con la zona de influencia del árbol objetivo. En este trabajo se ha considerado como radio de la zona de influencia el valor máximo que podría alcanzar el radio de la copa del árbol si estuviese creciendo sin competencia, determinado mediante la ecuación [1]. El criterio C6 es el único que se puede emplear con los índices de competencia basados en el concepto de la zona de influencia:  $ICd_1$ ,  $ICd_2$  e  $ICd_3$ .

Los criterios C7 a C11 tienen en cuenta el concepto de *ángulo de eliminación de competencia* (Lee y Gadow, 1997), según el cual se selecciona como primer competidor activo el pie más cercano al árbol objetivo. A continuación se delimita un sector circular con un ángulo determinado y cuya bisectriz es la línea que une el árbol objetivo y el seleccionado como primer competidor. Todos los árboles incluidos en dicho sector circular que se sitúan detrás del primer competidor se descartan como posibles competidores activos. El proceso continúa con la selección del siguiente pie más cercano al árbol objetivo y situado fuera del primer sector circular, repitiendo el proceso hasta identificar todos los competidores activos (figura 4). El número de competidores activos disminuye a medida que aumenta el ángulo de eliminación de competencia. Se han utilizado ángulos de eliminación de competencia de 90, 75, 60, 45 y 30 grados, que definen los criterios C7 a C11, respectivamente.



**Figura 4.** Representación de la metodología de selección de competidores según el concepto de *ángulo de eliminación de competencia* (Lee y Gadow, 1997).

Independientemente del criterio de selección de competidores empleado, ha de cumplirse la restricción de que no pueden ser seleccionados como competidores aquellos árboles que se encuentren a una distancia del árbol objetivo mayor o igual que la suma de los radios de copa máximos del árbol objetivo y del árbol competidor (suponiendo que los árboles crecen sin competencia y calculados con la ecuación [1]).

Los árboles que se encuentran en el borde de la parcela posiblemente tienen competidores fuera de ésta, por lo que no se pueden considerar como árboles objetivo en el cálculo de los índices de competencia. Para evitar sesgos con este tipo de árboles los índices de competencia se calcularon sólo para aquellos árboles cuyos competidores estaban dentro de la parcela inventariada, y el modelo se ajustó únicamente con esos datos. Esto se aseguró estableciendo un *buffer* o zona de amortiguación en los bordes de la parcela, de forma que sólo se seleccionaron como árboles objetivo los situados a una distancia del borde de la parcela mayor o igual a la suma de su radio de copa máximo y del radio de copa máximo del mayor árbol de la parcela en condiciones de no competencia, calculados ambos con la ecuación [1].

## 2.4. Modelos analizados

Para analizar la influencia que los distintos índices de competencia tienen en el crecimiento en diámetro normal, sección normal y altura de los árboles individuales, se establecieron, para todas las combinaciones posibles entre índices de competencia y criterios de selección de competidores, relaciones *crecimiento-índice de competencia* de tipo lineal simple, exponencial y potencial:

$$\Delta y = \alpha + \beta \cdot CI \quad [2]$$

$$\Delta y = \alpha \cdot \exp(\beta \cdot CI) \quad [3]$$

$$\Delta y = \alpha \cdot CI^\beta \quad [4]$$

donde  $y$  es la variable a modelizar (diámetro normal, sección normal o altura),  $CI$  es un índice de competencia independiente de la distancia o una determinada combinación de un índice de competencia dependiente de la distancia con un criterio de selección de competidores, y  $\alpha$  y  $\beta$  son los parámetros a estimar en los ajustes.

En este trabajo, el intervalo de tiempo transcurrido entre inventarios varió entre 3 y 6 años. Por ello se utilizó el método del crecimiento medio, que asume un crecimiento constante en el período entre inventarios. Las variables dependientes fueron, por tanto, el crecimiento anual en diámetro normal, el crecimiento anual en sección normal y el crecimiento anual en altura.

La estimación de los parámetros del modelo lineal se realizó por mínimos cuadrados utilizando el procedimiento REG del programa SAS/STAT® (SAS Institute INC., 2004). En el caso de los modelos no lineales se utilizó el procedimiento NLIN implementado en el mismo programa.

La capacidad de ajuste de los modelos se evaluó mediante estadísticos de bondad de ajuste y gráficos de residuos. Se calcularon los siguientes estadísticos: el coeficiente de determinación ( $R^2$ ), la raíz del error medio cuadrático (REMC) y el criterio de información de Akaike ( $AIC$ , 1974). Aunque existen opiniones fundamentadas que plantean dudas en relación con el empleo del  $R^2$  en la selección de modelos y en regresión no lineal, este estadístico da una idea bastante intuitiva de la variabilidad explicada; no obstante, nunca debe utilizarse como el único criterio para elegir el modelo que mejor predice entre un conjunto de modelos candidatos (Myers, 1990, p. 166). El estadístico REMC resulta útil porque está expresado en las mismas unidades que la variable dependiente, por lo que proporciona una idea del error medio que se comete con el modelo. El  $AIC$  es un criterio de selección que penaliza los modelos con mayor número de parámetros, de acuerdo con el principio general de simplicidad científica (Peña, 2002, p. 570). Las expresiones de estos estadísticos son las siguientes:

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2} \quad [5]$$

$$REMC = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2}{n - p}} \quad [6]$$

$$AIC = n \log \hat{\sigma}^2 + 2k \quad [7]$$

donde  $y_i$ ,  $\hat{y}_i$  e  $\bar{y}$  son respectivamente los valores observado, estimado y promedio de la variable dependiente;  $n$  son las observaciones utilizadas para ajustar el modelo;  $p$  es el número de parámetros a estimar;  $k = p + 1$  y  $\hat{\sigma}^2$  es el estimador de la varianza del error del modelo obtenido como:

$$\hat{\sigma}^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2}{n} \quad [8]$$

Finalmente se realizó un análisis de componentes principales para ver la relación existente entre los índices de competencia, y discutir acerca de los índices que podrían incluirse conjuntamente en un mismo modelo de crecimiento. Para ello se determinaron los dos primeros componentes principales, combinación lineal de todos los índices de



competencia analizados, partiendo de la matriz de covarianzas. A partir de los parámetros de los autovectores se realizó una representación gráfica que indica las relaciones entre los distintos componentes, empleando en todo el proceso el procedimiento PRINCOMP del programa SAS/STAT® (SAS Institute Inc., 2004).

### 3. Resultados y discusión

La tabla 4 muestra los resultados del ajuste de los modelos para el crecimiento en diámetro (únicamente se visualizan los veinte mejores resultados para cada modelo). Los mejores resultados se obtuvieron con los índices ICd<sub>10</sub>, ICd<sub>11</sub> e ICi<sub>10</sub> utilizando los modelos lineal y exponencial (explicaron más del 37% de la variabilidad observada en el crecimiento anual en diámetro, con RMSEs inferiores a 0,36 cm). El índice ICd<sub>11</sub> combinado con el criterio C4 fue el que mejores resultados proporcionó. A continuación se situó el índice ICd<sub>10</sub>, que proporcionó buenos resultados para todos los criterios excepto C3, C7 y C8. El índice ICd<sub>9</sub> también proporcionó buenos resultados al utilizarlo con distintos criterios de selección de competidores. Estos índices están bastante relacionados entre sí, lo que desaconseja emplearlos de forma simultánea. Con los índices independientes de la distancia: ICi<sub>18</sub>, ICi<sub>16</sub>, ICi<sub>8</sub> e ICi<sub>7</sub> también se obtuvieron buenos resultados (con valores de  $R^2$  de 0,35 y de RMSE de 0,36 cm) en los modelos lineal (ICi<sub>16</sub>, ICi<sub>8</sub> e ICi<sub>7</sub>), exponencial (ICi<sub>18</sub> e ICi<sub>16</sub>) y potencial (ICi<sub>18</sub>). Con el modelo potencial se obtuvieron, en general, peores resultados.

**Tabla 4.** Estadísticos de ajuste de los mejores modelos lineal, exponencial y potencial para la variable dependiente “crecimiento en diámetro”.

Lineal					Exponencial					Potencial				
Criterio	IC	$R^2$	RMSE	AIC	Criterio	IC	$R^2$	RMSE	AIC	Criterio	IC	$R^2$	RMSE	AIC
	ICi <sub>10</sub>	0,3712	0,3572	-1274	C4	ICd <sub>11</sub>	0,3850	0,3533	-1288	C1	ICd <sub>10</sub>	0,3605	0,3603	-1264
	ICi <sub>16</sub>	0,3594	0,3606	-1263	C1	ICd <sub>10</sub>	0,3843	0,3535	-1287	C2	ICd <sub>10</sub>	0,3592	0,3606	-1263
	ICi <sub>8</sub>	0,3585	0,3608	-1262	C2	ICd <sub>10</sub>	0,3829	0,3539	-1286		ICi <sub>18</sub>	0,3557	0,3616	-1259
	ICi <sub>7</sub>	0,3518	0,3627	-1256	C6	ICd <sub>10</sub>	0,3818	0,3542	-1285	C4	ICd <sub>10</sub>	0,3547	0,3619	-1258
	ICi <sub>15</sub>	0,3289	0,3691	-1234	C4	ICd <sub>10</sub>	0,3818	0,3542	-1285	C6	ICd <sub>10</sub>	0,3547	0,3619	-1258
	ICi <sub>18</sub>	0,3079	0,3748	-1215	C5	ICd <sub>10</sub>	0,3700	0,3576	-1273	C4	ICd <sub>11</sub>	0,3537	0,3622	-1257
	ICi <sub>14</sub>	0,2929	0,3788	-1202	C11	ICd <sub>10</sub>	0,3604	0,3603	-1264	C11	ICd <sub>10</sub>	0,3389	0,3663	-1243
C2	ICd <sub>7</sub>	0,2770	0,3831	-1188		ICi <sub>18</sub>	0,3597	0,3605	-1263	C10	ICd <sub>10</sub>	0,3266	0,3697	-1232
C5	ICd <sub>7</sub>	0,2719	0,3844	-1183		ICi <sub>16</sub>	0,3588	0,3607	-1262	C5	ICd <sub>10</sub>	0,3186	0,3719	-1224
C1	ICd <sub>7</sub>	0,2631	0,3867	-1176	C1	ICd <sub>9</sub>	0,3566	0,3614	-1260	C1	ICd <sub>9</sub>	0,3156	0,3727	-1222
	ICi <sub>9</sub>	0,2591	0,3878	-1173	C10	ICd <sub>10</sub>	0,3549	0,3619	-1259	C2	ICd <sub>9</sub>	0,3118	0,3737	-1218
C4	ICd <sub>7</sub>	0,2567	0,3884	-1171	C2	ICd <sub>9</sub>	0,3537	0,3622	-1257		ICi <sub>14</sub>	0,3116	0,3738	-1218
C6	ICd <sub>7</sub>	0,2567	0,3884	-1171	C4	ICd <sub>9</sub>	0,3523	0,3626	-1256	C9	ICd <sub>10</sub>	0,3076	0,3749	-1215
	ICi <sub>11</sub>	0,2506	0,3900	-1166	C6	ICd <sub>9</sub>	0,3523	0,3626	-1256	C6	ICd <sub>9</sub>	0,3026	0,3762	-1210
C1	ICd <sub>6</sub>	0,2502	0,3901	-1165	C5	ICd <sub>11</sub>	0,3517	0,3627	-1255	C4	ICd <sub>9</sub>	0,3026	0,3762	-1210
	ICi <sub>17</sub>	0,2490	0,3904	-1164		ICi <sub>8</sub>	0,3492	0,3634	-1253	C8	ICd <sub>10</sub>	0,2972	0,3777	-1205

C5	ICd <sub>6</sub>	0,2487	0,3905	-1164	ICi <sub>10</sub>	0,3432	0,3651	-1247	C2	ICd <sub>7</sub>	0,2880	0,3802	-1197	
C11	ICd <sub>7</sub>	0,2424	0,3921	-1159	C5	ICd <sub>9</sub>	0,3424	0,3653	-1247	C11	ICd <sub>9</sub>	0,2835	0,3813	-1193
C10	ICd <sub>7</sub>	0,2392	0,3930	-1156	C9	ICd <sub>10</sub>	0,3326	0,3680	-1237	C5	ICd <sub>7</sub>	0,2821	0,3817	-1192
C6	ICd <sub>3</sub>	0,2280	0,3959	-1147	C11	ICd <sub>9</sub>	0,3261	0,3698	-1231	C7	ICd <sub>10</sub>	0,2804	0,3822	-1191

Los criterios de selección de competidores que mejores resultados proporcionaron fueron C1, C2, C4 y C6; estos dos últimos proporcionaron resultados idénticos, pues seleccionan como competidores exactamente los mismos árboles

Los índices de competencia ICd<sub>10</sub>, ICd<sub>11</sub> e ICd<sub>9</sub>, propuestos por Biging y Dobbartin (1992), y que tienen en consideración el tamaño y la posición vertical de la copa de un árbol en relación a sus competidores, proporcionaron los mejores ajustes, corroborando los resultados obtenidos por sus autores en masas mixtas de coníferas en California, donde este tipo de índices mostró un comportamiento superior a otros índices de competencia clásicos, en los que se estima la competencia mediante el espaciamiento horizontal y la densidad. El gran inconveniente para el uso de estos índices es la necesidad de disponer de un modelo de predicción de la forma de la copa.

En caso de disponer de datos de inventario acerca del tamaño de copa (longitud de la misma, como mínimo) se recomienda el uso de los índices de competencia ICd<sub>11</sub> (Biging y Dobbartin, 1992), asociado al criterio C4, o ICd<sub>10</sub> (Biging y Dobbartin, 1992), asociado a los criterios C1, C2, C4 o C6, en forma exponencial, en el desarrollo de un modelo de crecimiento en diámetro de árbol individual para *Pinus radiata* en Galicia. Si no se dispone de estos datos, y debido a la simplicidad del cálculo de los índices ICi<sub>10</sub> (Schröder y Gadow, 1999) e ICi<sub>8</sub> (Wykoff et al., 1982), es recomendable la utilización de uno de estos dos últimos índices, tanto en forma lineal como exponencial, para implementar en un modelo de crecimiento en diámetro para la especie en el área de estudio.

La tabla 5 muestra los resultados del ajuste de los modelos para el crecimiento en sección normal (únicamente se visualizan los veinte mejores índices de competencia para cada modelo). Los mejores resultados se obtuvieron con los índices ICd<sub>9</sub> e ICd<sub>10</sub> utilizando el modelo exponencial y el criterio de selección de competidores C5 (explicaron el 51% de la variabilidad observada en el crecimiento anual en sección normal, con RMSEs de 12,5 cm<sup>2</sup>). Estos dos índices proporcionaron buenos resultados, al utilizarlos en el modelo exponencial, para la mayoría de los criterios de selección de competidores (excepto C7).

Para los modelos lineal y potencial, los mejores resultados se obtuvieron con el índice ICd<sub>7</sub> y los criterios C2 y C5, así como el índice ICi<sub>10</sub> en el modelo lineal (explicaron el 47% de la variabilidad observada, con RMSEs de 13,0 cm<sup>2</sup>). El índice ICd<sub>7</sub> proporcionó buenos resultados para la mayoría de los criterios (excepto C3 y C7). Estos resultados también se obtuvieron con el índice ICd<sub>11</sub> y el criterio C5 para el modelo exponencial. Los índices ICd<sub>9</sub> e ICd<sub>10</sub>, combinados con el criterio C5, también proporcionaron buenos resultados al utilizarlos en forma potencial.

Los criterios de selección de competidores que mejores resultados proporcionaron fueron C5, C2 y C10.

**Tabla 5.** Estadísticos de ajuste de los mejores modelos lineal, exponencial y potencial para la variable independiente “crecimiento en sección normal”.

Lineal					Exponencial					Potencial				
Criterio	IC	$R^2$	RMSE	AIC	Criterio	IC	$R^2$	RMSE	AIC	Criterio	IC	$R^2$	RMSE	AIC
C5	ICd <sub>7</sub>	0,4755	12,94	3184	C5	ICd <sub>9</sub>	0,5130	12,47	3138	C2	ICd <sub>7</sub>	0,4707	13,00	3189
C2	ICd <sub>7</sub>	0,4747	12,95	3184	C5	ICd <sub>10</sub>	0,5078	12,53	3144	C5	ICd <sub>7</sub>	0,4693	13,01	3191
	ICi <sub>10</sub>	0,4732	12,96	3186	C10	ICd <sub>9</sub>	0,4780	12,91	3181	C5	ICd <sub>9</sub>	0,4670	13,04	3194
C1	ICd <sub>7</sub>	0,4693	13,01	3191	C5	ICd <sub>11</sub>	0,4772	12,92	3182	C1	ICd <sub>7</sub>	0,4655	13,06	3195
C6	ICd <sub>7</sub>	0,4615	13,11	3200	C10	ICd <sub>10</sub>	0,4742	12,95	3185	C4	ICd <sub>7</sub>	0,4584	13,15	3203
C4	ICd <sub>7</sub>	0,4615	13,11	3200	C5	ICd <sub>6</sub>	0,4691	13,02	3191	C6	ICd <sub>7</sub>	0,4584	13,15	3203
	ICi <sub>9</sub>	0,4609	13,12	3201	C9	ICd <sub>9</sub>	0,4676	13,03	3193	C5	ICd <sub>10</sub>	0,4511	13,23	3212
	ICi <sub>15</sub>	0,4606	13,12	3201	C9	ICd <sub>10</sub>	0,4654	13,06	3195	C11	ICd <sub>7</sub>	0,4463	13,29	3217
C11	ICd <sub>7</sub>	0,4481	13,27	3215	C3	ICd <sub>9</sub>	0,4644	13,07	3197	C10	ICd <sub>7</sub>	0,4384	13,39	3226
	ICi <sub>11</sub>	0,4416	13,35	3223	C2	ICd <sub>9</sub>	0,4604	13,12	3201	C5	ICd <sub>6</sub>	0,4380	13,39	3226
C10	ICd <sub>7</sub>	0,4386	13,38	3226		ICi <sub>10</sub>	0,4601	13,13	3202		ICi <sub>11</sub>	0,4353	13,42	3229
C9	ICd <sub>7</sub>	0,4263	13,53	3239	C11	ICd <sub>9</sub>	0,4594	13,13	3202	C3	ICd <sub>9</sub>	0,4301	13,48	3235
C8	ICd <sub>7</sub>	0,4243	13,55	3241	C11	ICd <sub>10</sub>	0,4577	13,15	3204	C9	ICd <sub>7</sub>	0,4283	13,51	3237
	ICi <sub>7</sub>	0,4212	13,59	3245	C2	ICd <sub>10</sub>	0,4576	13,16	3204	C9	ICd <sub>9</sub>	0,4272	13,52	3238
	ICi <sub>12</sub>	0,4045	13,78	3262	C1	ICd <sub>10</sub>	0,4553	13,18	3207	C8	ICd <sub>7</sub>	0,4260	13,53	3240
C7	ICd <sub>7</sub>	0,4037	13,79	3263	C1	ICd <sub>9</sub>	0,4540	13,20	3209	C10	ICd <sub>9</sub>	0,4238	13,56	3242
C3	ICd <sub>7</sub>	0,3971	13,87	3270	C4	ICd <sub>10</sub>	0,4533	13,21	3209	C8	ICd <sub>9</sub>	0,4161	13,65	3250
	ICi <sub>8</sub>	0,3740	14,13	3293	C6	ICd <sub>10</sub>	0,4533	13,21	3209		ICi <sub>12</sub>	0,4153	13,66	3251
	ICi <sub>16</sub>	0,3361	14,55	3330	C8	ICd <sub>9</sub>	0,4532	13,21	3209	C9	ICd <sub>10</sub>	0,4088	13,73	3258
C5	ICd <sub>6</sub>	0,3170	14,76	3348	C8	ICd <sub>10</sub>	0,4513	13,23	3212	C2	ICd <sub>9</sub>	0,4082	13,74	3259

Al igual que sucedió con el crecimiento en diámetro, los índices ICd<sub>9</sub> e ICd<sub>10</sub> (Biging y Dobbertin, 1992), proporcionaron los mejores ajustes. Sin embargo, siguen contando con las limitaciones antes mencionadas. Por esto, al igual que en el caso anterior, si se dispone de datos de inventario acerca del tamaño de copa, se recomienda el uso de los índices de competencia ICd<sub>9</sub> e ICd<sub>10</sub> (Biging y Dobbertin, 1992), asociados al criterio C5, en forma exponencial, en el desarrollo de un modelo de crecimiento en sección normal de árbol individual para *Pinus radiata* en Galicia. Si no se dispone de estos datos, y debido a la simplicidad del cálculo del índice ICi<sub>10</sub> (Schröder y Gadow, 1999), es recomendable la utilización de este último índice, tanto en forma lineal como exponencial, para implementar en un modelo de crecimiento en sección normal para la especie en el área de estudio.

La tabla 6 muestra los resultados del ajuste de los modelos para el crecimiento en altura (únicamente se visualizan los veinte mejores resultados para cada modelo). Los mejores resultados se obtuvieron con los índices ICi<sub>18</sub> e ICi<sub>16</sub> en el modelo lineal, e ICi<sub>13</sub> e ICi<sub>18</sub> en el modelo exponencial (explicaron el 29% de la variabilidad observada en el crecimiento anual en altura, con RMSEs inferiores a 0,35 m). El índice ICi<sub>13</sub> también

proporcionó buenos resultados al utilizarlo en los modelos lineal y potencial, así como el índice  $ICi_{14}$  en los tres tipos de modelos. El índice  $ICi_{16}$  mostró resultados similares a estos dos últimos (explicaron más del 25% de la variabilidad observada, con RMSEs inferiores a 0,36 m).

**Tabla 6.** Estadísticos de ajuste de los mejores modelos lineal, exponencial y potencial para la variable independiente “crecimiento en altura”.

Lineal					Exponencial					Potencial				
Criterio	IC	$R^2$	RMSE	AIC	Criterio	IC	$R^2$	RMSE	AIC	Criterio	IC	$R^2$	RMSE	AIC
	$ICi_{18}$	0,2912	0,3469	-599,4		$ICi_{13}$	0,2992	0,3450	-602,7		$ICi_{13}$	0,2752	0,3508	-593,1
	$ICi_{16}$	0,2863	0,3481	-597,5		$ICi_{18}$	0,2911	0,3470	-599,4		$ICi_{14}$	0,2674	0,3527	-590,0
	$ICi_{14}$	0,2741	0,3511	-592,6		$ICi_{16}$	0,2650	0,3533	-589,1		$ICi_{18}$	0,2400	0,3592	-579,5
	$ICi_{13}$	0,2534	0,3561	-584,6		$ICi_{14}$	0,2616	0,3541	-587,8	C2	$ICd_7$	0,1881	0,3713	-560,7
	$ICi_8$	0,2394	0,3594	-579,3		$ICi_8$	0,2261	0,3625	-574,4		$ICi_1$	0,1854	0,3719	-559,8
	$ICi_1$	0,1884	0,3712	-560,8	C1	$ICd_{10}$	0,1969	0,3693	-563,8	C4	$ICd_7$	0,1831	0,3725	-559,0
	$ICi_{10}$	0,1813	0,3729	-558,3	C4	$ICd_{11}$	0,1968	0,3693	-563,8	C6	$ICd_7$	0,1831	0,3725	-559,0
	$ICi_7$	0,1698	0,3755	-554,4	C5	$ICd_{11}$	0,1955	0,3696	-563,3	C1	$ICd_7$	0,1782	0,3736	-557,2
C2	$ICd_7$	0,1676	0,3760	-553,6	C2	$ICd_{10}$	0,1947	0,3698	-563,0	C1	$ICd_{10}$	0,1782	0,3736	-557,2
	$ICi_{15}$	0,1656	0,3764	-552,9	C1	$ICd_9$	0,1818	0,3727	-558,5	C10	$ICd_7$	0,1778	0,3737	-557,1
C6	$ICd_7$	0,1607	0,3775	-551,3	C4	$ICd_{10}$	0,1787	0,3735	-557,4	C11	$ICd_7$	0,1775	0,3737	-557,0
C4	$ICd_7$	0,1607	0,3775	-551,3	C6	$ICd_{10}$	0,1787	0,3735	-557,4	C2	$ICd_{10}$	0,1766	0,3739	-556,7
	$ICi_{11}$	0,1604	0,3776	-551,2	C2	$ICd_9$	0,1776	0,3737	-557,1	C9	$ICd_7$	0,1706	0,3753	-554,6
C1	$ICd_7$	0,1593	0,3778	-550,8	C5	$ICd_{10}$	0,1771	0,3738	-556,9		$ICi_{16}$	0,1704	0,3753	-554,6
	$ICi_9$	0,1588	0,3779	-550,6	C11	$ICd_{10}$	0,1715	0,3751	-554,9	C5	$ICd_7$	0,1690	0,3756	-554,1
C6	$ICd_3$	0,1567	0,3784	-549,9		$ICi_{10}$	0,1694	0,3756	-554,2	C8	$ICd_7$	0,1682	0,3758	-553,8
C11	$ICd_7$	0,1510	0,3797	-548,0	C10	$ICd_{10}$	0,1657	0,3764	-553,0	C3	$ICd_{10}$	0,1635	0,3769	-552,2
C10	$ICd_7$	0,1475	0,3805	-546,8	C5	$ICd_9$	0,1657	0,3764	-552,9	C7	$ICd_7$	0,1631	0,3770	-552,1
C5	$ICd_7$	0,1445	0,3812	-545,8	C3	$ICd_{10}$	0,1645	0,3767	-552,6	C5	$ICd_{10}$	0,1607	0,3775	-551,3
C8	$ICd_7$	0,1427	0,3816	-545,2	C6	3	0,1562	0,3785	-549,7		$ICi_{11}$	0,1605	0,3776	-551,2

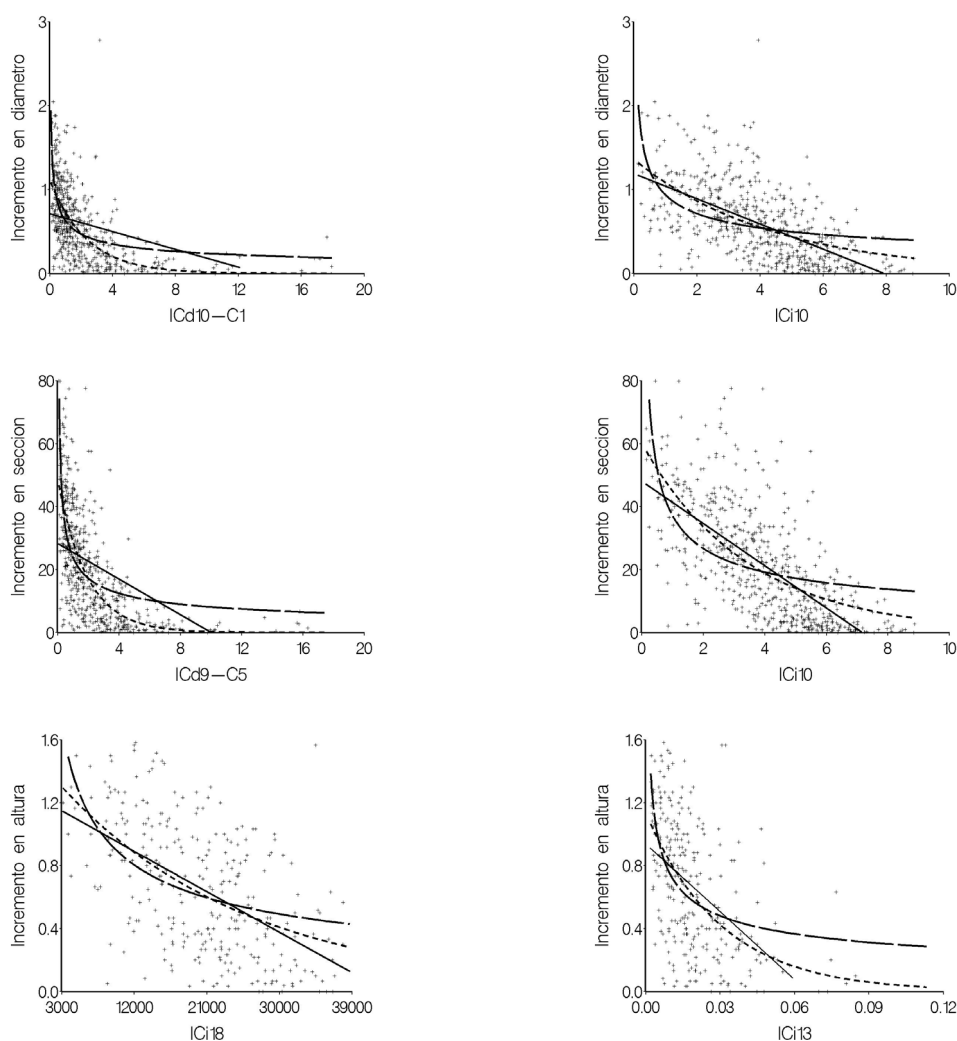
El resto de índices presenta peores resultados que los mencionados. Los índices de competencia dependientes de la distancia entre pies sólo llegan a explicar el 20% de la variabilidad observada, con RMSEs de 0,37 m.

Parece, pues, que el tamaño relativo de un árbol respecto al tamaño del resto de árboles de la parcela (valor que tienen en cuenta los índices de competencia independientes de la distancia en su formulación), tiene más influencia en el crecimiento en altura que la distancia existente entre un árbol determinado y sus vecinos (valor que tienen en cuenta en su formulación los índices de competencia dependientes de la distancia).

A diferencia, por tanto, de lo que sucede con el crecimiento en diámetro y en sección normal, los índices de competencia dependientes de la distancia presentan peores resultados que los índices independientes de la distancia. Los índices  $ICi_{16}$  e  $ICi_{18}$ , propuestos por Biging y Dobbartin (1995), utilizan en su formulación variables de copa, concretamente el volumen de la misma. El índice  $ICi_{13}$ , en cambio, utiliza en su

formulación variables de masa y de árbol, disponibles a partir de un inventario diamétrico tradicional, y presenta mejores resultados que los anteriores al utilizarlo en forma exponencial y potencial. Por esto, y debido a la dificultad de medición en campo de variables de copa, parece adecuado utilizar el índice  $ICi_{13}$  en forma exponencial o potencial, en el desarrollo de un modelo de crecimiento en altura de árbol individual para la especie en el área de estudio.

En la figura 5 se comparan los índices  $ICd_{10}$  (combinado con el criterio de selección C1) e  $ICi_{10}$  para el crecimiento en diámetro, los índices  $ICd_9$  (combinado con el criterio de selección C5) e  $ICi_{10}$  para el crecimiento en sección normal y los índices  $ICi_{18}$  e  $ICi_{13}$  para el crecimiento en altura.

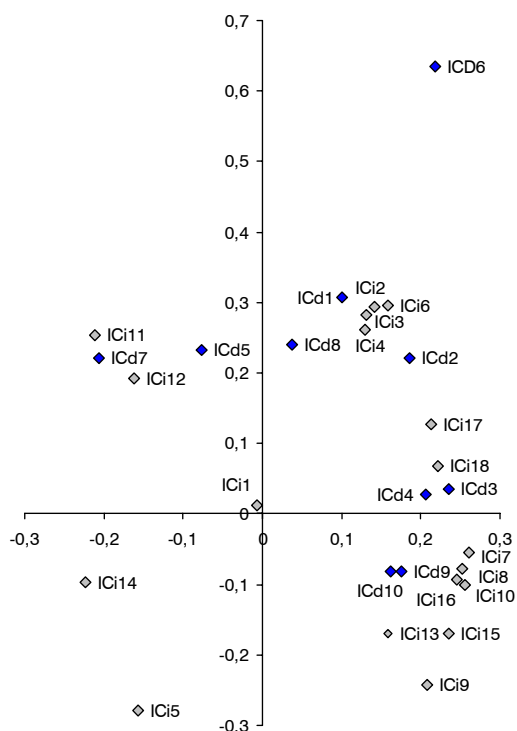


**Figura 5.** Ejemplos de los índices de competencia que mejores resultados proporcionaron para los modelos de crecimiento en diámetro, sección normal y altura. Se muestran los gráficos de los modelos lineal (línea continua), exponencial (línea de puntos) y potencial (línea discontinua), superpuestos a la nube de puntos.

Los índices independientes de la distancia presentan resultados ligeramente mejores a los dependientes para el crecimiento en diámetro y en sección normal, y claramente

superiores para el crecimiento en altura. Debido a esto, y a que su cálculo es mucho más sencillo (no se requiere información espacial), se recomienda su utilización en el desarrollo de un modelo de crecimiento de árbol individual para plantaciones de pino radiata en Galicia.

Finalmente, utilizando un único criterio de selección de competidores (C5), se ha realizado un análisis de componentes principales, considerando la matriz de correlaciones entre los distintos índices de competencia empleados, y cuyo cálculo es posible usando el criterio C5. El objetivo ha sido la determinación de relaciones entre los índices, computando dos componentes principales, cuya suma de autovalores asociado indicó una explicación del 60% de la varianza total de los datos empleados. En la figura 6 se muestra la posición de cada índice respecto a los dos componentes principales establecidos.



**Figura 6.** Posición de cada índice respecto a los dos componentes principales establecidos.

Los índices independientes de la distancia ICi7, ICi8, ICi10, ICi16 e ICi18, que son los que proporcionan mejores resultados dentro de este grupo para el crecimiento en diámetro y sección normales, están bastante correlacionados entre sí. En los dos últimos casos su cómputo considera el efecto del volumen de copa de los árboles competidores, lo que es representativo de un efecto posible de sombreado. En el primero de ellos sólo se consideran los árboles mayores que el estudiado, si bien en estudios precedentes con la misma especie se ha propuesto como límite para provocar un efecto de sombreado un tamaño del 70%, lo que tiene en cuenta el sombreado parcial que un árbol más pequeño puede ejercer (West, 1987). En cualquier caso, el buen resultado de ambos índices es

representativo de la tendencia asimétrica de la competencia, indicando por tanto una competencia por la luz como el proceso fundamental.

En general, la competencia bajo tierra por agua y nutrientes es probablemente simétrica y se integra sobre un área mayor que la competencia asimétrica aérea por luz. Por lo tanto, las dos formas de competencia también se podrían representar por funciones de la distancia que variaran en forma y escala. Se podría teorizar que los índices de competencia que tienen en cuenta valores medios de masa están representando la situación bajo tierra, mientras que los índices dependientes de la distancia están representando el ambiente aéreo (Lederman and Stage, 2001). Determinados índices de competencia independientes de la distancia, que tienen en cuenta en tamaño relativo de unos árboles sobre otros (p.ej.,  $ICI_6$  a  $ICI_{18}$ ), también son representativos de la competencia aérea por luz, al definir una situación competitiva más fuerte para los árboles de menor tamaño.

En un estudio sobre la evolución de las distribuciones diamétricas en plantaciones de *Pinus radiata* a distintos espaciamientos, West et al. (1989) mostraron que la componente asimétrica resulta preponderante, lo que indica que los índices de competencia basados en el solape de zonas de influencia deberían desarrollarse buscando el efecto de sombreado de unos árboles sobre otros.

Los índices dependientes de la distancia  $ICd_{10}$ ,  $ICd_{11}$  e  $ICd_9$ , propuestos por Biging y Dobbertin (1992), y que tienen en consideración el tamaño y la posición vertical de la copa de un árbol en relación a sus competidores, proporcionaron los mejores ajustes para el crecimiento en diámetro y sección normales. Una observación importante es que este grupo de índices está bastante relacionado con el grupo comentado anteriormente, lo que indica que los mejores índices corresponden a la misma zona del análisis de componentes principales.

De cara a la posible introducción en las ecuaciones de predicción de un segundo índice con poca relación con el primero existen varias posibilidades:

1. De entre los índices basados en la superposición de zonas de influencia, el que mejores resultados aporta es el  $ICd_3$ , si bien está bastante relacionado con el grupo anterior. En el ámbito de este tipo de índices parece necesario profundizar las investigaciones en dos líneas principales:
  - a. Considerar la definición de las áreas de influencia de cada árbol en función de la biomasa del mismo, empleando una relación alométrica del tipo  $A_i = cB_i^{2/3}$ , que resultaría más representativa de la relación entre el crecimiento y el área ocupada (West et al, 1999).
  - b. Considerar la correspondiente partición de las áreas de solapamiento entre los árboles competidores, de forma que  $A_i = B_i^b / \sum B_j^b$ , lo que indica un reparto del área de solape en función del tamaño de los árboles implicados, con un

factor  $b$  que resulta ser 0 cuando existe simetría completa (reparto equitativo independientemente del tamaño), 1 cuando el reparto es proporcional al tamaño y  $b = \infty$  en el límite de completa asimetría, que indica que todos los recursos irían a los pies de mayor tamaño (Weiner y Damgaard, 2006).

2. Entre los índices de tamaños ponderados por la distancia, ICd<sub>7</sub> da resultados aceptables, estando poco relacionado con los anteriores.
3. Como índice representativo de la componente simétrica de la competencia podría destacarse ICi<sub>5</sub>, de poca relación con los anteriores y cálculo sencillo.

## 4. Referencias

- Akaike, H., 1974. A New Look at the Statistical Model Identification. IEEE Transaction on Automatic Control, AC-19, 716-723.
- Alemdag, I.S., 1978. Evaluation of some competition indices for the prediction of diameter increment in planted white spruce. Can. For. Serv., Forest Manage. Inst., Inf. Rep. FMR-X-108.
- Álvarez, M.F., Barrio, M., Gorgoso, J., Álvarez, J.G., 2003. Influencia de la competencia en el crecimiento en sección en *Pinus radiata* D. Don. Invest. Agrar. Sist. Recur. For. 12(2), 25–35.
- Bachmann, M., 1998. Indizes zur Erfassung der Konkurrenz von Einzelbäumen. Methodische Untersuchung in Bergmischwäldern. Forstliche Forschungsberichte München, Nr.171, 245 S.
- Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R., 1986. Ecology, 2nd Edition. Blackwell Science, Oxford.
- Bella, I.E., 1971. A new competition model for individual trees. For. Sci. 17, 364–372.
- Braathe, P., 1980. Height increment of young single trees in relation to height and distance of neighbouring trees. In: Schmidt-Haas and Johann: 43–47.
- Biging, G.S. y Dobbertin, M., 1992. A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. For. Sci. 38 (3), 695–720.
- Biging, G.S., Dobbertin, M., 1995. Evaluation of competition indices in individual tree growth models. For. Sci. 41(2), 360–377.
- Calama, R., Montero, G., 2005. Multilevel linear mixed model for tree diameter increment in stone pine (*Pinus pinea*): a calibrating approach. Silva Fenn. 39(1), 37–54.
- Castedo-Dorado, F., 2004. Modelo dinámico de crecimiento para las masas de *Pinus radiata* D. Don en Galicia. Simulación de alternativas selvícolas con inclusión del riesgo de incendio. Tesis Doctoral, E.P.S. Lugo, Universidad de Santiago de Compostela.
- Castedo-Dorado, F., Diéguez-Aranda, U., Barrio, M., Sánchez, M., Gadow, K.v., 2006. A generalized height-diameter model including random components for radiate pine plantations in northwestern Spain. For. Ecol. Manage. 229, 202–213.
- Castedo-Dorado, F., Diéguez-Aranda, U., Álvarez-González, J.G., 2007. A growth model for *Pinus radiata* D. Don stands in north-western Spain. Ann. For. Sci. 64, 453–465.
- Clark, P.J., Evans, F.C., 1954. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. Ecology 35, 445–453.



- Condés, S., Sterba, H., 2005. Derivation of compatible crown width equations for some important tree species of Spain. *For. Ecol. Manage.* 217, 203–218.
- Corral-Rivas, J.J., Álvarez, J.G., Aguirre, O., Hernández, F.J., 2005. The effect of competition on individual tree basal area growth in mature stands of *Pinus cooperi* Blanco in Durango (Mexico). *Eur. J. Forest Res.* 124, 133–142.
- Daniels, R.F., 1976. Simple competition indices and their correlation with annual loblolly pine tree growth. *For. Sci.* 22, 454–456.
- Daniels, R.F., Burkhardt, H.E., Clason, T.R., 1986. A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees. *Can. J. For. Res.* 16, 1230–1237.
- Davis, L.S., Johnson, K.N., Bettinger, P.S., Howard, T.E., 2001. Forest management: to sustain ecological, economic and social values. McGraw-Hill Series in Forest Resources, New York, 804 pp.
- Diéguez-Aranda, U., Burkhardt, H.E., Rodríguez-Soalleiro, R., 2005. Modelling dominant height growth of radiata pine (*Pinus radiata* D. Don) plantations in north-western Spain. *For. Ecol. Manage.* 215, 271–284.
- Doyle, T.W., 1983. Competition and growth relationships in a mixed-aged, mixed-species forest community. Ph. D. diss., Univ. of Tenn., 86 pp.
- Erviti, J.J., 1990. Desarrollo de modelos de crecimiento y producción de las masas forestales de *Pinus halepensis* Mill. En España. Tesis Doctoral, Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Universidad Politécnica de Madrid, 319 pp.
- Ford, E.D., Diggle, P.J., 1981. Competition for light in a plant monoculture modelled as a spatial stochastic process. *Ann. Bot.* 48, 481–500.
- Ford, E.D., Sorrensen, K.A., 1992. Theory and models of inter-plant competition as a spatial process. En: De Angelis, D.L., Gross, L.J. (Eds.), Individual based models and approaches in ecology: Populations, communities and ecosystems, Chapman and Hall, London.
- Gadow, K.v., Hui, G., 1999. Modelling Forest Development. Kluwer Academic Publishers, 213 pp.
- Gadow, K.v., Real, P., Álvarez, J.G., 2001. Modelización del crecimiento y la evolución de los bosques. IUFRO World Series vol. 12, Viena, 242 pp.
- García, O., 1988. Growth modelling – a (re)view. *N. Z. For.* 33(3), 14–17.
- Gerrard, D.I., 1969. Competition quotient: a new measure for the competition affecting individual forest trees. *Mich. State Univ., Agric. Res. Station, Res. Bull.* 20, 1–32.
- Hegyí, F., 1974. A simulation model for managing jack pine stands. En: Fries, J. (ed.), Growth models for tree and stand simulation, Proceedings of IUFRO meeting Sr.01.04, Royal College of Forestry, Stockholm, pp. 74–90.
- Keddy, P.A., 1989. Population and community biology. Competition. Chapman and Hall, London.
- Holmes, M.J., Reed, D.D., 1991. Competition indices for mixed species northern hardwoods. *For. Sci.* 37(5), 1338–1349.
- Krajicek, J.E., Brinkman, K.A., Gingrich, S.F., 1961. Crown competition—A measure of density. *For. Sci.* 7(1), 35–42.
- Kramer, H., 1988. Waldwachstumslehre. Verlag Paul Parey, Hamburg.

- Ledermann, T., Stage, A.R., 2001. Effects of competitor spacing in individual-tree indices of competition. *Can. J. For. Res.* 31, 2143–2150.
- Lee, D.T., Gadow, K.v., 1997. Iterative bestimmung der konkurrenzbäume in *Pinus densiflora* Beständen. *AFJZ* 168(3/4), 41–44.
- Lorimer, C.G., 1983. Test of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. *For. Ecol. Manage.* 6, 343–360.
- Mäkinen, H., 1997. Possibilities of competition indices to describe competitive differences between Scots pine families. *Silva Fenn.* 31, 43–52.
- Martin, G.L., Ek, A.R., 1984. A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. *For. Sci.* 30, 731–733.
- Martínez Millán, F.J., Madrigal, A., 1982. Influencia de la competencia en el crecimiento en sección. *Comunicaciones INIA, Serie Recursos Forestales* nº 13.
- Mitscherlich, G., 1971. *Wald, Wachstum und Umwelt – Waldklima und Wasserhaushalt*. J.D. Sauerländer's Verlag.
- Mitscherlich, G., 1975. *Wald, Wachstum und Umwelt – Boden, Luft und Produktion*. J.D. Sauerländer's Verlag.
- Munro, D.D., 1974. Forest growth models –a prognosis. En: Fries, J. (ed.), *Growth models for tree and stand simulation*, Proceedings of IUFRO meeting Sr.01.04, Royal College of Forestry, Stockholm, pp. 7–21.
- Myers, R.H., 1990. *Classical and Modern Regression with Applications*, 2nd ed. Duxbury Press, Belmont, CA.
- Nagel, J., Albert, M., Schmidt, M., 2002. Das waldbauliche Prognoseund Entscheidungsmodell BWINPro 6.1. *Forst. u Holz.* 57, 486–493.
- Noone, C.S., Bell, J.F., 1980. An evaluation of eight intertree competition indices. *Res. Note*, No. 66, Oregon State Univ., For. Res. Lab.
- Opie, J.E., 1968. Predictability of individual tree growth using various definitions of competing basal area. *For. Sci.* 14, 314–323.
- Palahí, M., Pukkala, T., Miina, J., Montero, G., 2003. Individual-tree growth and mortality models for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in north-east Spain. *Ann. For. Sci.* 60, 1–10.
- Peña, D., 2002. *Regresión y diseño de experimentos*. Alianza Editorial, Madrid, 744 pp.
- Pretzsch, H., Biber, P., Dursky, J., 2002. The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. *For. Ecol. Manage.* 162, 3–21.
- Pukkala, T., Kolström, T., 1987. Competition indices and the prediction of radial growth in Scots pine. *Silva Fenn.* 21, 55–67.
- Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E., 1987. *Biology of plants*. Worth Publishers Inc.
- Reineke, L.H., 1933. Perfecting a stand density index for even-aged forest. *J. For. Res.* 46, 627–638.
- Ritchie, M.W., Hann, D.W., 1982. Equations for predicting basal area increment in Douglas-fir and grand fir. *For. Res. Lab., School of For., Oregon State Univ., Corvallis, Res. Bull.* 51, 9 p.
- SAS Institute Inc., 2004. *SAS/STAT® 9.1 User's Guide*. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Schröder, J., 2000. Comparison of a spatial and non-spatial model for predicting basal area increment of individual Maritime pine trees in Galicia. *Dissertation zur Erlangung des*

- Doktorgrades der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie der Georg-August-Universität, Göttingen.
- Schröder, J., Gadow, K.v., 1999. Testing a new competition index for maritime pine in north-western Spain. *Can. J. For. Res.* 29, 280–283.
- Schwinning, S., Weiner, J., 1998. Mechanismes determining the degree in size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113 (4), 447–455.
- Soares, P., Tomé, M., 1999. Distance-dependent competition measures for eucalyptus plantations in Portugal. *Ann. For. Sci.* 56, 307–319.
- Staebler, G.R., 1951. Growth and spacing in an even-aged stand of Douglas-fir. Master's thesis, University of Michigan.
- Tomé, J.M., Burkhart, H.E., 1989. Distance-dependent competition measures for predicting growth of individual trees. *For. Sci.* 35(3), 816–831.
- Vanclay, J.K., 1991. Mortality functions for north Queensland rainforest. *Journal of Tropical Forest Science* 4, 15–36.
- Vanclay, J.K., 1994. Modelling forest growth and yield: application to mixed tropical forests. CAB International, UK.
- Weiner, J., Damgaard, C., 2006. Size-asymmetry competition and size-asymmetric growth in a spatial explicit zone of influence model of plant competition. *Ecol. Res.* 21, 707–712.
- West, P.W., 1987. A model for biomass growth of individual trees in forest monoculture. *Annals of Botany* 60, 571–577.
- West, P.W., Jactet, D.R., Borough, C.J., 1989. Competitive processes in a monoculture of *Pinus radiata* D. Don. *Oecologia* 81, 57–61.
- West, G., Brown, J., Enquist, B., 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400: 664–667.
- Wykoff, W.R., Crookston, N.L., Stage, A.R., 1982. User's guide to the stand prognosis model. Intermountain Forest and Range Experiment Station, General Technical Report INT-133.

# Individual-tree basal area and height growth models for *Pinus radiata* D. Don in Galicia

## Summary

Individual-tree basal area and height growth models were developed with data from 130 permanent plots of *Pinus radiata* D. Don located in Galicia (northwestern Spain). The study involved the estimation of fixed and random parameters by mixed-model techniques. The hierarchical structure of the data set -trees within plots- justifies the application of mixed modelling. Covariates acting at tree and stand level, such as breast height diameter, basal area, dominant height and age, were tested for inclusion in the model as fixed effects in order to explain the residual random variability. The fixed part of the resulted models explained 54% of the variability in individual-tree basal area growth and 36% of the variability in individual-tree height growth, with mean errors of 16 cm<sup>2</sup> and 0.36 m respectively.

**Key words:** basal area growth, height growth, mixed model.

## Resumen

Se desarrollaron modelos de crecimiento en sección normal y altura de árbol individual usando datos de 130 parcelas permanentes de *Pinus radiata* D. Don localizadas en Galicia (noroeste de España). Se utilizaron modelos mixtos para la estimación de parámetros fijos y aleatorios. La estructura jerárquica de los datos, árboles en parcelas, justifica la aplicación del modelo mixto. Se estudiaron covariables que actúan al nivel de árbol y de parcela, como el diámetro normal, el área basimétrica, la altura dominante o la edad, para incluirlos en los modelos como efectos fijos, con el fin de explicar la variabilidad residual. La parte fija de los modelos obtenidos explicó el 54% de la variabilidad en el crecimiento en sección normal y el 36% de la variabilidad en el crecimiento en altura, con errores medios de 16 cm<sup>2</sup> y 0,36 m respectivamente.

**Palabras clave:** crecimiento en sección normal, crecimiento en altura, modelo mixto.

## 1. Introduction

Radiata pine (*Pinus radiata* D. Don) is the most commonly used exotic conifer in reforestations in Spain, especially in northern Spain, where it covers an area of approximately 270000 ha (DGCN, 1998). In Galicia it is estimated to cover an area of 60000 ha (Xunta de Galicia, 2001; DGCN, 2002) as the dominant species. This area is still increasing due to the fast growth and short rotation of the species, which make it very attractive to forest owners.

Although radiata pine is an important tree species in Spain, related studies mainly refer to stand growth and yield and to ecological and silvicultural aspects. Yield tables (Sánchez et al., 2003) and a dynamic stand growth model (Castedo-Dorado et al., 2007) have been developed for Galicia.

If it is taken into account that forest management decisions need more detailed information about stand structure and volume than that provided by stand growth models, the next step should be the development of individual-tree growth models. These models may provide a good simulation of the diameter distribution for short-term projections, provide detailed information about stand structure and allow consideration of a wide variety of silvicultural treatments/prescriptions, thus facilitating decision making for forest management.

Munro (1974) suggested classification of growth models into three categories: stand-level models, distance-independent tree-level models and distance-dependent tree-level models. Stand-level models use stand variables (e.g., age, site index, stand basal area and number of trees per hectare) as independent variables, while at least some of the predictor variables in a tree-level model are individual tree characteristics. In the case of distance-independent tree-level models, the individual tree characteristics do not require any information on the spatial distribution of trees. Distance-dependent tree-level models, on the other hand, include a measure of spatial competition. Competition is often expressed as a function of the distance between the subject tree and its neighbours, as well as the size of the neighbours. Distance-independent models do not use spatial information to express competition, but they can use predictors that measure stand density (for example, stand basal area) and thus express the overall competition in a stand (Pukkala, 1988, 1989; Vanclay, 1994; van Laar and Akça, 1997; Mabvurira and Miina, 2002). When individual tree information for a stand is available, tree-level models enable a more detailed description of the stand structure and its dynamics than stand-level models (Mabvurira and Miina, 2002). Many tree-level models have been developed for different species (e.g., Alder, 1979; Tennent, 1982; Zeide, 1985; Shafii et al., 1990; Zhang et al., 1997; Rautiainen, 1999; Mabvurira and Miina, 2002; Pretzsch et al., 2002; Palahí et al., 2003).

In individual-tree growth models the components usually identified are diameter (or basal area) increment, mortality and recruitment (Vanclay, 1994). A height increment model should be added as an additional component, in order to predict volume growth (another alternative would be the use of a generalized height-diameter model).

The advantages of working with basal area growth rather than diameter growth have been described by Shifley (1982). Basically, the linear correlation between basal area growth and tree basal area is stronger than that between diameter growth and diameter. Bella (1971) and Jonson (1973) stressed that the use of basal area increment had some theoretical advantages, but many other authors found no conclusive evidence that either diameter growth or tree basal area growth performs better as the dependent variable (e.g., Opie, 1968; Moore et al., 1973; Stage, 1973; Hegyi, 1974; West, 1980; Vanclay, 1994). The use of diameter increment or basal area increment as a response variable is, therefore, largely a matter of personal convenience (Vanclay, 1994) or personal preference (Alder, 1995). In this study, preliminary data analysis suggested that basal area increment was a better dependent variable than diameter growth.

Traditional inventory data are generally taken from trees growing in plots located in different stands. Such a nested stochastic structure results in a lack of independence between observations, since data from the same sampling unit (tree, plot, stand) tend to resemble each other more than on average (West, 1981; West et al., 1984; Gregoire, 1987; Fox et al., 2001). The lack of independence between observations results in biased estimates of the confidence intervals of the parameters if ordinary least squares regression techniques are used (Searle et al., 1992). Development of the mixed-modelling methodology provided a statistical method capable of explicitly modelling this nested stochastic structure. Lappi (1986, 1991) extended the methodology to various applications in forest biometry, and it has been applied since then. Examples of individual-tree mixed modelling are given by Mabvurira and Miina (2002), Palahí et al. (2003), and Calama and Montero (2005). Mixed models estimate both fixed and random parameters simultaneously for the same model, and provide consistent estimates of the fixed parameters and their standard errors. Furthermore, the inclusion of random parameters, specific for every sampling unit, allows modelling the variability of a given phenomenon among different locations, after defining a common fixed functional structure (Lindstrom and Bates, 1990).

The objective of the present study was to develop distance-independent individual-tree basal area and height growth models for even-aged radiata pine plantations in Galicia. The model included structured random components to account for the nested structure of the data set.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Data

The data used to develop the individual-tree basal area and height growth models belong to the *Unidade de Xestión Forestal Sostible* (Sustainable Forest Management Unit) of the University of Santiago de Compostela (Spain). Initially, in the winter of 1995-96, a network of 223 plots was established in pure radiata pine plantations. The plots were located throughout the area of distribution of this species in Galicia, and were subjectively selected to represent the existing range of ages, stand densities and sites. The plot size ranged from 625 m<sup>2</sup> to 1200 m<sup>2</sup>, depending on stand density, in order to achieve a minimum of 30 trees per plot. This procedure was adopted because the plots were established for developing a whole stand model and an adequate number of trees are required for accurate estimation of yield and growth. All the trees in each sample plot were labelled with a number. Two measurements of diameter at breast height ( $d$ ) were made at right angles in all the trees, with calipers. Total tree height ( $h$ ) was measured in a randomized sample of 30 trees in the plot and in an additional sample including the dominant trees (the proportion of the 100 thickest trees per hectare, depending on plot size). Diameter at breast height was measured to the nearest 0.1 cm and total tree height was measured to the nearest 0.1 m. Descriptive variables of each tree were also recorded, e.g., if they were alive or dead.

After examination of the data for evidence of plots installed in poor-extreme site conditions and plots in which very intensive silvicultural treatments were carried out, and considering the plots that had disappeared because of forest fires or clear-cuttings, a subset of 155 of the initially established plots was re-measured in the winter of 1998-99. Following similar criteria a subset of 56 of these twice-measured plots were measured again in the winter of 2004-05. The interval between the measurements was considered sufficient to absorb the short-term effects of abnormal climatic extremes. In most cases, an interval of 3-5 years is appropriate for fast-growing species (Gadow and Hui, 1999).

Although there were many re-measured plots, data from those in which only one inventory was made or those in which thinnings were carried out in the middle of the growth period were not used to fit these models, because the timing of thinning was unknown. Thus, data from 130 plots measured in the first and the second inventories, and from 51 plots measured in the second and the third inventories, were finally used to fit the models. All of the plots were measured in different stands, thus the nested correlation between plots and stands was not considered.

Summary statistics, including mean, minimum, maximum, and standard deviation of each of the main tree and stand variables of the dataset are given in Table 1.

**Table 1.** Characteristics of the fitting data set (the table shows values for the tree inventories).

Variable	Mean	Minimum	Maximum	Standard Deviation
$d$	20.6	5.1	80.7	11.0
$N$	904	192	3856	528
$G$	36.0	6.6	70.6	11.2
$D_g$	25.7	6.9	53.8	9.9
$H_0$	21.4	6.8	35.2	5.9
$t$	25.2	8.0	47.0	8.9
$SI$	19.1	11.1	27.6	3.4

$d$ : diameter at breast height (cm, 1.3 m above ground level);  $N$ : number of trees per hectare;  $G$ : stand basal area ( $\text{m}^2\text{ha}^{-1}$ );  $D_g$ : quadratic mean diameter (cm);  $H_0$ : dominant height (m);  $t$ : age (years);  $SI$ : site index, defined as the dominant height (m) that a stand reaches at 20 years, and determined using the site quality system developed by Diéguez-Aranda et al. (2005).

Usually a tree is not re-measured every year. If an accurate assessment of growth patterns over time is required, the trees should be measured at short intervals (Parresol, 1995). In the present study, the re-measurement interval was variable, with either 3 or 6 years between inventories. For this reason, the method of calculating the average growth (equation [1]) was used. This method assumes constant growth, in the period between inventories, for the calculation of the annual individual basal area and height increment.

$$\Delta y_i = \frac{y_{i2} - y_{i1}}{t_2 - t_1} \quad [1]$$

where  $\Delta y_i$  is the annual increment of the variable being modelled for tree  $i$ ,  $y_{i2}$  is the variable being modelled for tree  $i$  at age  $t_2$  (years) and  $y_{i1}$  is the variable being modelled for tree  $i$  at age  $t_1$  (years).

## 2.2. Individual-tree basal area and height increment models

Growth functions describe variations in the global size of an organism or a population with age; they can also describe the changes in a particular variable of a tree or a stand with age, in this case individual tree basal area and height. There are many growth functions that can be used in forestry, such as the 74 documented by Kiviste et al. (2002).

Empirical equations are expressions that describe the behaviour of the response variable without attempting to identify the causes or explain the phenomenon. In contrast, theoretical equations have an underlying hypothesis associated with the cause or function of the phenomenon described by the response variable (Vanclay, 1994). An empirical study by Martin and Ek (1984) found that carefully formulated empirical equations could be more accurate than theoretical equations for a wide range of data. However, theoretically based equations may be more reliable for predictions that involve extrapolations beyond the range of the data (Vanclay, 1994).



Zeide (1993) showed that it is easier to understand the process of growth and the structure of growth equations when we consider them in the differential form with the current increment ( $y'$  or  $dy/dt$ ) as the dependent variable, and tree age ( $t$ ) as the independent variable. In this form, many growth equations can be decomposed into two components that represent growth expansion and decline. The expansion component describes the multiplication tendency and determines whether the increment increases with age or remains constant. The component of growth decline causes the increment to decrease.

Zeide (1993) found that, after simplifying the notation of the constant parameters, all the equations he analysed, except Weibull's, were particular cases of the two following forms:

$$y' = k_1 y^p t^q \quad \text{or} \quad \ln(y') = k + p \ln y + q \ln t \quad [2]$$

$$y' = k_1 y^p e^{qt} \quad \text{or} \quad \ln(y') = k + p \ln y + qt \quad [3]$$

where  $y$  is the variable being modelled,  $t$  is age,  $e$  is the base of the natural logarithm,  $\ln$  is the natural logarithm and  $k$ ,  $p$  and  $q$  are the parameters of the equation ( $k_1 = e^k$ ). In both forms the expansion component is a power function of size. In equation [2] the decline component is a power function of age and in equation [3] it is either a power function or an exponential function of age. Zeide (1993) examined other alternatives, and concluded that these equations were the best descriptors of height, diameter and volume growth. Taking into account these considerations, and after preliminary data analysis, these two basic models were proposed for fitting to the database.

To test whether the inclusion of stand and tree variables and competition indices could beneficially modify the expansion and the decline components in these equations, the linear transformation of both equations was used. Some variables and logarithmic transformations were tested for inclusion in the model with OLS techniques and the variable selection method "Cp" implemented in the REG procedure of the statistical package SAS/STAT® (SAS Institute Inc., 2004). This method finds subsets of independent variables that best predict a dependent variable by linear regression in the given sample. The condition that the models included the variables  $\ln y$  and  $\ln t$  or  $t$  was imposed. In order to avoid multicollinearity problems, the value for the variance inflation factor (VIF) was computed for the groups of variables that best predict the natural logarithm of individual-tree basal area and height increment. Those alternatives with a VIF larger than 10 were rejected, as suggested by Myers (1990) and Kutner et al. (2004).

### 2.3. Mixed-effects modelling

The data used in this study consisted of a sample of diameters and heights corresponding to different plots. As mentioned before, subsamples of these plots were measured two or three times. Thus, a total of three hierarchical levels can be considered: plot, tree and growth period. The growth period level was nested within plots. The tree level was also nested within plots but not within the growth period level.

Because of the specific correlation structure of the experimental data, the basic assumption about non-correlated residuals did not hold. To compensate for this, a nonlinear mixed model -including both fixed and random components- was applied, i.e., random effects were taken into consideration in the model formulation and in the estimation of fixed and random model parameters (Castedo-Dorado et al., 2006).

Although the models can be linearized and, thus, linear mixed models techniques applied, preliminary data analysis suggested that the logarithmic transformation was not necessary because the variance pattern was homogeneous. Furthermore, after the anti-log transformation the model provided much worse results than the directly-fitted nonlinear model. As indicated by Myers (1990, p. 287) application of a transformation to stabilize error variance clearly changes the assumption regarding the functional form of the model. One must avoid achieving stable error variance, with the disadvantage being a serious deterioration of quality of fit and prediction. Zhao et al., (2006) fitted linear and nonlinear diameter increment models to natural mixed-species temperate forest in the south-eastern USA, and found that the nonlinear diameter increment model performed better than the linear model for all species groups.

The inclusion of random parameters for the tree and growth period effects was not considered in this study. This is not likely to have a noticeable effect on parameter estimates because the number of growth periods for one tree was low (on average, 1.32) in comparison with the number of trees analysed (8300). Moreover, in practical applications of the model, the tree-level random parameter would be used only if the same tree was measured at different points in time, which is not common in current forest inventories. Similarly, the temporal (growth period) correlation structure was not considered because the number of re-measurements per plot (1.39 on average) was too small to induce autocorrelation problems in the data.

A general expression for a nonlinear mixed-effects model can be defined as (Lindstrom and Bates, 1990; Vonesh and Chinchilli, 1997; Pinheiro and Bates, 1998):

$$y_i = f(\Phi_i, x_i) + \varepsilon_i \quad [4]$$

where  $y_i$  is the  $n_i \times 1$  vector of the  $n_i$  observations (trees) of the response variable taken from the  $i$ th sample unit (plot in this case),  $x_i$  the  $n_i \times 1$  predictor vector for the  $n_i$  observations of the predictor variable taken from the  $i$ th plot,  $\Phi_i$  a parameter vector  $r \times 1$

(where  $r$  is the number of parameters in the model), specific for each sample unit,  $f$  a nonlinear function of the predictor variables and the parameter vector, and  $\varepsilon_i$  is a  $n_i \times 1$  vector for the residual terms.

The main characteristic of mixed-effects models is that they allow the parameter vector to vary from each sampling unit, i.e., regression coefficients are broken into a fixed part, common to the population, and random components, specific for each sampling unit (here each plot). Therefore, the parameter vector can be defined as (Pinheiro and Bates, 1998):

$$\Phi_i = \mathbf{A}_i\beta + \mathbf{B}_ib_i \quad [5]$$

where  $\beta$  is the  $p \times 1$  vector of fixed population parameters ( $p$  is the number of fixed parameters in the model),  $b_i$  the  $q \times 1$  vector of random effects associated with the  $i$ th plot ( $q$  is the number of random parameters in the model) and  $\mathbf{A}_i$  and  $\mathbf{B}_i$  are design matrices of size  $r \times p$  and  $r \times q$ , for fixed and random effects specific for each plot, respectively. The elements of these design matrices are usually 0 or 1, or the value of the covariates associated with the fixed or random-effects.

Basic assumptions for the nonlinear mixed-models theory include the asymptotic multivariate normal distribution for the random-effects vector, the residual terms vector and the observations of the response variable vector:

$$b_i \sim N(0, \mathbf{D}) \quad [6]$$

$$\varepsilon_i \sim N(0, \mathbf{R}_i) \quad [7]$$

$$y_i \sim N(\mathbf{A}_i\beta, \mathbf{B}_i\mathbf{D}\mathbf{B}_i^T + \mathbf{R}_i) \quad [8]$$

where  $\mathbf{D}$  is a positive-definite variance-covariance matrix  $q \times q$  for the random effects, and represents among-plot variability, which is assumed to be common to every plot, and  $\mathbf{R}_i$  is the  $n_i \times n_i$  intra-individual variance-covariance matrix, which defines within-plot variability.

The aim of this type of analysis is the estimation of the components  $\beta$ ,  $\mathbf{D}$  and  $\mathbf{R}_i$ . Traditional approaches for fitting nonlinear mixed-models are based on a linear approximation to the marginal likelihood function by expanding it with Taylor series to be linear on  $b_i$ . Expansion can be done either around the expected value of the random-effects vector (which is 0), or around a value  $b_i^*$  close to  $b_i$  (Lindstrom and Bates, 1990). The former is the basis for the first-order method of Beal and Sheiner (1982, 1988) and Sheiner and Beal (1985), and is available in the NLMIXED procedure of SAS/STAT<sup>®</sup> (SAS Institute Inc., 2004), which was used in this study. The initial values for entry into the programme were taken from the variable selection carried out before (see 2.2.).

## 2.4. Model development

When developing a mixed model (once the most appropriate model form has been selected), the following three steps are necessary (Fang and Bailey, 2001):

1. Specification of the nature of the parameters as fixed and random effects or purely fixed effects.
2. Determination of an appropriate within-plot variance-covariance structure ( $\mathbf{R}_i$ ) to explain variability among trees in the same plot.
3. Choice of appropriate covariates to explain inter-plot parameter variability (i.e., determine the dimension and components of the fixed effects  $\beta$  and random effects and the corresponding design matrix  $\mathbf{A}_i$  and  $\mathbf{B}_i$ ).

### 2.4.1. Specification of parameter effects

In modelling, which effects should be considered mixed (both fixed and random) and which should be considered purely fixed generally depend on the data under consideration (Fang and Bailey, 2001). Determination of which of these parameters vary randomly among plots is thus a flexible decision subject to debate (Gregoire et al., 1995). If no prior information about the random effects variance-covariance structure is available, and convergence is possible, Pinheiro and Bates (1998) suggest that all parameters in the model should first be considered as mixed.

In principle all the parameters in the models were considered as mixed, but convergence was not achieved. To overcome this problem and to investigate which parameters should be mixed, the data set was grouped into 18 randomly selected groups of 10 plots, and then the final models (Eqs. [2] and [3] plus the new tree and stand variables introduced later) were fitted to each group with the NLIN procedure of SAS/STAT<sup>®</sup> (SAS Institute Inc., 2004). This randomization and model fitting was repeated 100 times. In each replication the variation of the parameters was defined between groups as the standard deviation from the mean. The variance of the parameters was then computed as the mean variance of these 100 repetitions. Those parameters with the highest variance were tested to find if they were mixed.

### 2.4.2. Determination of within-plot variance-covariance structure

To specify the within-plot variance-covariance structure ( $\mathbf{R}_i$ ) in Eqs. [7] and [8], two components must be addressed (Fang and Bailey, 2001): the heteroscedasticity and the autocorrelation structure. A fundamental least squares assumption is that the errors ( $\varepsilon_i$ ) in regression models are independent and identically distributed with zero mean and constant variance. The presence of heteroscedasticity in the residual variance would lead to unbiased but non-minimum variance parameter estimates and unreliable prediction intervals. Although more detailed statistical techniques are available, evaluation of this

least squares assumption can be easily carried out by means of visual analysis of studentized residuals from regression fits (Huang et al., 2000). Studentized residuals are used rather than ordinary residuals because the latter are intrinsically not independent and do not have common variance (Rawlings, 1988, pp. 249–250; Neter et al., 1990, p. 116).

On the other hand, because some plots were measured several times (i.e., longitudinal data), it may be expected that the observations of diameter and height of the same tree are temporally correlated, which violates the assumption of independent error terms. However, in the present study, the weak autocorrelation in the remeasured data was ignored because the impact of variance underestimation is likely to be masked by fitting each individual tree as an independent observation (Hamilton and Edwards, 1976; Temesgen and Gadow, 2004). Moreover, as in Castedo-Dorado et al. (2006), trees were assumed not to be arranged in clumps within the plots, i.e., without any pattern of spatial correlation among observations from the same plot. When data do not show patterns of temporal or spatial correlation among observations and only a weighting factor to balance the error variance is considered, the expression for the within-plot variance-covariance matrix has the following special structure:

$$\mathbf{R}_i = \sigma^2 \mathbf{G}_i \quad [9]$$

where, for a given plot  $i$  with  $n_i$  measurements,  $\sigma^2$  is a scaling factor for the error dispersion given by the value of the residual variance of the model, and  $\mathbf{G}_i$  is a  $n_i \times n_i$  diagonal matrix that describes the non-constant variance.

### 2.4.3. Covariate modelling

Although the models included stand variables and competition indices as predictors, it was expected that variability among plots still existed. Thus, once the nature of the parameters in the model were determined (fixed or mixed), analysis was made to find out whether stand variables were potentially useful in explaining random effects variation, and if the random parameters could be explained by those variables. This is a similar procedure to variable selection in ordinary regression analysis and should be determined primarily by the design of the experiment and the variables in the survey (Fang and Bailey, 2001). The variables age, site index, stand basal area and number of trees per hectare as well as several combinations of these were tested for inclusion in the mixed model. For this purpose, both graphical and statistical analyses similar to variable selection in regression techniques were carried out.

## 2.5. Model comparison and selection

Comparison of the estimates of the models fitted for predicting individual-tree basal area and height increment was based on numerical and graphical analyses. Three

statistical criteria obtained from the residuals were examined: root mean square error (RMSE), which analyses the accuracy of the estimates, the coefficient of determination ( $R^2$ ), which shows the proportion of the total variance that is explained by the model, and Akaike's information criterion (AIC) (Akaike 1974; Harvey 1981), which is an index for selecting the best model on the basis of minimizing the Kullback-Liebler distance (Burnham et al., 1998). The AIC is often used to compare models with alternative sets of fixed-effects and covariance parameters, especially non-nested models for which the likelihood ratio test is inappropriate (Gregoire et al., 1995).

Although there are several shortcomings associated with use of the  $R^2$  in model selection, the general usefulness of some global measure of model accuracy would seem to override some of those limitations (Ryan, 1997, p. 424); nevertheless it must not be used as the only criterion for selecting the best model (Myers, 1990, p. 166). The RMSE is useful because it is expressed in the same units as the dependent variable, and thus shows the mean error of the model; in addition, it penalizes the models with more parameters, in agreement with the general principle of scientific simplicity. Their expressions may be summarized as follows:

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2} \quad [10]$$

$$\text{RMSE} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2}{n - p}} \quad [11]$$

$$\text{AIC} = -2\ln(L) + 2k \quad [12]$$

where  $y_i$ ,  $\hat{y}_i$  and  $\bar{y}$  are the measured, estimated and average values of the dependent variable, respectively,  $n$  is the total number of observations used to fit the model,  $p$  is the number of model parameters,  $L$  is the likelihood function, and  $k = p + 1$ .

Apart from these three statistics, one of the most efficient ways of ascertaining the overall picture of model performance is by visual inspection, so graphical analyses consisting of plots of observed against predicted values of the dependent variable and plots of residuals against the predicted basal area and height increments were carried out. Additionally, graphs showing the appearance of the fitted curves over time were examined.

If we are interested in comparing candidate models in terms of their predictive capabilities, it must be taken into account that ordinary residuals are measures of quality of fit and do not assess the quality of future predictions (Myers, 1990, p. 168). For this purpose, validation of the model must be carried out, and for this process, only new

collected data set will help somewhat (Kozak and Kozak, 2003; Huang et al., 2003). Because of the scarcity of such data, several methods have been proposed (e.g., splitting the data set or cross-validation, double cross-validation), although they seldom provide any additional information compared with the respective statistics obtained directly from models built from entire data sets (Kozak and Kozak 2003). Thus, because decisions have to be made with available information, it is better to wait to obtain new data before such validation is performed.

### 3. Results and discussion

From the total number of models tested to explain individual-tree basal area and height growth, those that performed best are presented here:

$$ig = \alpha_0 d^{\alpha_1} G^{\alpha_2} e^{\alpha_3 t + \alpha_4 BALMOD + \alpha_5 BAR} \quad [13]$$

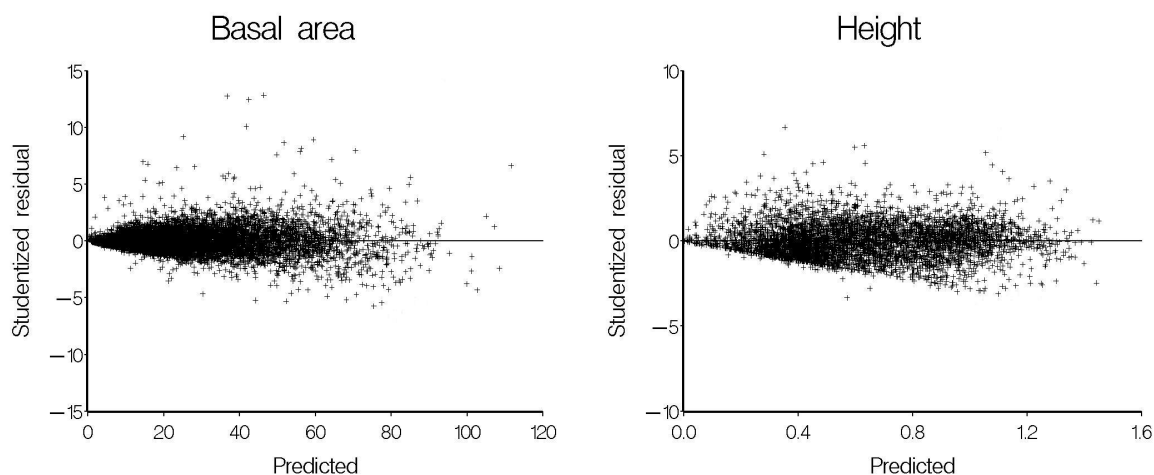
$$ih = \alpha_0 h^{\alpha_1} d^{\alpha_2} SI^{\alpha_3} e^{\alpha_4 t + \alpha_5 R_{BA-D}} \quad [14]$$

where  $ig$  is the annual basal area increment ( $\text{cm}^2$ ),  $d$  is the diameter (cm) at breast height (1.3 m),  $G$  is the stand basal area ( $\text{m}^2\text{ha}^{-1}$ ),  $t$  is the age of the stand (years),  $BALMOD$  is the competition index developed by Schröder and Gadow (1999),  $BAR$  is a basal area ratio ( $g/G$ , where  $g$  is the basal area of the tree ( $\text{m}^2$ )),  $ih$  is the annual height increment (m),  $h$  is the total height (m),  $SI$  is the site index (defined as the dominant height (m) that a stand reaches at 20 years, and determined from the site quality system developed by Diéguez-Aranda et al. (2005)),  $R_{BA-D}$  is a ratio basal area-diameter ( $[g/G]^{d/Dg}$ ) and  $\alpha_i$  are fixed parameters, common to the population.

The plots of studentized residuals obtained by fitting the basic models (eq. [13] and [14]) against predicted individual-tree basal area and height increments for the fitting data set showed no evidence of heterogeneous variance over the full range of the predicted values and no systematic pattern in the variation of the residuals (Fig. 1). Moreover, application of random-effects in these equations may remove some heterogeneity in the variance if it still exists (Fang and Bailey, 2001). Therefore, it was not necessary to include weighting factors to balance the error variance in the within-plot variance-covariance matrix. On the other hand, as previously commented, experimental data did not show a clear pattern of temporal or spatial correlation among observations from the same plot  $i$ , because cross-sectional data were mainly used. In this case, the within-plot variance-covariance matrix is the diagonal matrix:

$$\mathbf{R}_i = \sigma^2 \mathbf{I}_{n_i} \quad [15]$$

where  $\sigma^2$  is the residual variance of the model and  $\mathbf{I}_{n_i}$  is the identity matrix with range equal to the number of observations in the plot ( $n_i$ ).



**Figure 1.** Studentized residuals versus predicted values for the basic individual-tree basal area and height growth models.

Initially, all the parameters in the basic models that do not represent stand variables were considered as mixed, i.e., composed of a fixed part (common to every plot) and a random part (specific for each plot); however, this led to convergence problems. Thus, as previously explained, different combinations of the parameters were selected and tested, to find if they were suitable for being mixed, by nonlinear regression. The results obtained after fitting equations [13] and [14] to the dataset, considering some parameters as mixed, are shown in Table 2. Except two covariance parameter estimates that were not significant, the rest of parameter estimates were logical and significant at the 0.01 level. In the basal area growth model, the “independent term” and the parameters that affect the variables *BALMOD* and *BAR* were considered as mixed parameters, whereas the others were considered as fixed parameters. In the case of the height growth model, only the parameters that affect the variables height and diameter were considered as mixed parameters.



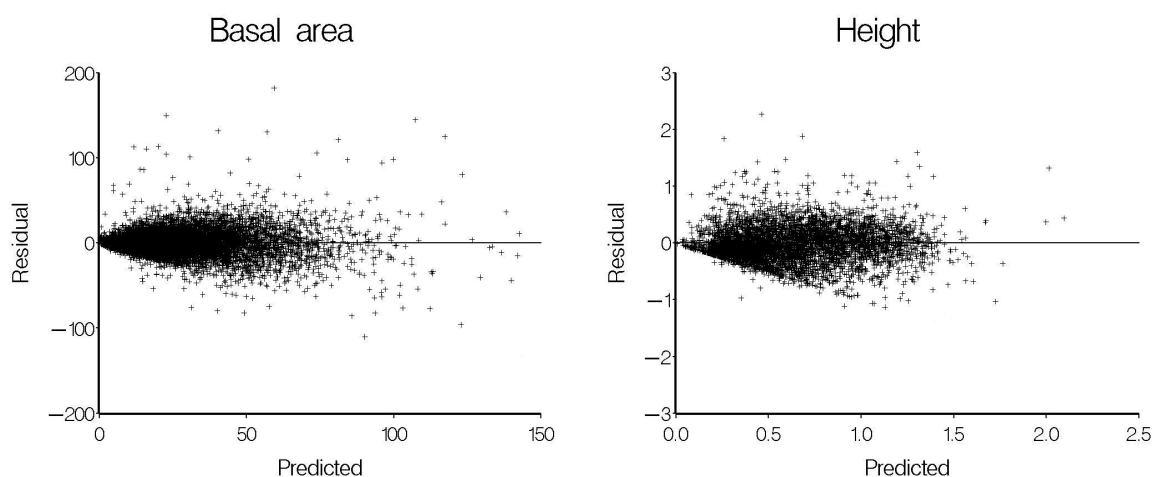
**Table 2.** Fitting statistics and estimated variance components for the definitive individual-tree basal area and height growth models.

Model	Fixed effects			Variance components			AIC	RMSE	$R^2$
	Estimate	Std. error		Estimate	Std. error				
Basal area	$\alpha_0$	0.3674	0.0694	$\sigma^2$	215.0	3.005	90494	14.76 (16.25*)	0.6224 (0.5428*)
	$\alpha_1$	2.651	0.0732	$\sigma_{b_0}^2$	0.005704	0.001856			
	$\alpha_2$	-0.7540	0.0557	$\sigma_{b_4}^2$	0.004081	0.001174			
	$\alpha_3$	-0.05207	0.00289	$\sigma_{b_5}^2$	4000	1092			
	$\alpha_4$	-0.05291	0.01200	$\sigma_{b_0 b_4}$	0.0008201**	0.001039			
	$\alpha_5$	-102.0	15.5	$\sigma_{b_0 b_5}$	-2.548**	1.230			
Height				$\sigma_{b_4 b_5}$	-1.998	0.750	3261	0.3123 (0.3575*)	0.5157 (0.3649*)
	$\alpha_0$	0.05287	0.01268	$\sigma^2$	0.1011	0.0021			
	$\alpha_1$	-0.5733	0.07344	$\sigma_{b_1}^2$	0.2658	0.0041			
	$\alpha_2$	0.5437	0.05977	$\sigma_{b_2}^2$	0.2210	0.0032			
	$\alpha_3$	1.084	0.087	$\sigma_{b_1 b_2}$	-0.2388	0.0017			
	$\alpha_4$	-0.03242	0.00353						
	$\alpha_5$	-50.87	5.46						

$b_i$ : random parameters related with the fixed  $\alpha_i$  parameters;  $\sigma^2$ : error variance of the model;  $\sigma_{b_i}^2$ : variance associated with the random parameter  $b_i$ ;  $\sigma_{b_i b_j}$ : covariance between random parameters  $b_i$  and  $b_j$ .

\*These statistics were calculated with only the fixed part of the model. \*\* Not significant at the 0.01 level.

The plots of residuals against predicted values (Fig. 2) showed that the final mixed models had homogeneous variance patterns.

**Figure 2.** Residual values plotted against predicted values for the final mixed individual-tree basal area and height growth models.

The values of the components of the variance-covariance matrix for the random effects (**D**) are shown in Table 2. According to the significance of these variance estimates for the random plot-effect, it was evident that there is variability among plots. Thus, the empirical best linear unbiased predictor (EBLUP) for the parameters of the random effects and the  $n_i \times 1$  vector for the residual terms presuppose the following assumptions for the individual-tree basal area and height growth models respectively:

$$b_i = \begin{bmatrix} b_0 \\ b_4 \\ b_5 \end{bmatrix} \sim N \left\{ \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} 0.005704 & 0 & 0 \\ 0 & 0.004081 & -1.998 \\ 0 & -1.998 & 4000 \end{bmatrix} \right\} \quad [16]$$

$$\varepsilon_i \sim N(0, 215.0 \mathbf{I}_{n_i})$$

$$b_i = \begin{bmatrix} b_1 \\ b_2 \end{bmatrix} \sim N \left\{ \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} 0.2658 & -0.2388 \\ -0.2388 & 0.2210 \end{bmatrix} \right\} \quad [17]$$

$$\varepsilon_i \sim N(0, 0.1011 \mathbf{I}_{n_i})$$

An attempt was made to relate the random parameters for each plot to stand variables, by graphical and linear regression analysis. However, there were no significant relationships between random parameters and any of the stand variables or the combinations tested. These results may be explained by the early inclusion of some stand variables as fixed effects in the basic models, which takes into account most of the observed variability among plots (Castedo-Dorado et al., 2006).

The fixed part of the individual-tree basal area growth model explained 54% of the variation in individual-tree annual basal area increment, with a RMSE of 16 cm<sup>2</sup>. The model includes size variables (diameter), competition variables (stand basal area, *BALMOD*, *BAR*), and age (*t*). Site factors (i.e., site index) were non significant.

Similar results were found by other authors: Wykoff (1990) developed basal area increment models for 11 species in the Northern Rocky Mountains. The total variance explained by their models ranged from 44 to 69%. Monserud and Sterba (1996) developed basal area increment models for individual trees in even- and uneven-aged forests in Austria. They found that most of the variance explained was due to size factor (diameter, crown ratio). The next most important contribution came from competition variables, primarily basal area in larger trees (*BAL*). The total variance explained by their models was between 20% and 63%, from which only 2-6% of the total variation was explained by site factors. *BAL* was the important competition variable, and crown competition factor (*CCF*) made only a minor contribution, if any. However, as more than half of Austria's forests were in an uneven-aged condition, and because of the large number of irregular stands in the Northern Rockies, the most traditional growth

modelling variables, site index and age, were intentionally not used (Wykoff, 1990; Monserud and Sterba, 1996). Hasenauer (1994) and Sterba (2002) also obtained similar results. As opposed, in some other studies age was found to be important in describing individual tree growth, especially in even-aged forests (Pukkala, 1989; MacFarlane et al., 2002; Zhao et al., 2006). At least in even-aged forests, it seems appropriate to use stand age, as it contributes to describing the growth of individual trees within different stands.

All these models, like the model developed in this study, are distance-independent. Some authors have compared distance-dependent versus distance-independent growth models. In some cases distance-dependent models behaved slightly better (e.g., Nyström and Kexi, 1997), while in others happened the opposed (e.g., Mabvurira and Miina, 2002). Many other authors found no evidence of better predictions with spatial rather non-spatial data in predicting individual-tree growth (Alemdag, 1978; Noone and Bell, 1980; Martin and Ek, 1984; Daniels et al., 1986; Corral-Rivas et al., 2005).

In chapter III of the present thesis, a study of the influence of competition in tree growth was carried out. It was found that for individual-tree basal area increment, distance-dependent competition indices were slightly better predictors than distance-independent indices; for height growth they were much worse predictors than distance-independent indices. However, as spatial information was not available in the full dataset, and because the competition indices *BAL* (Wykoff, 1990) and *BALMOD* (Schröder and Gadow, 1999) were almost as good predictors of basal area growth as the best distance-dependent indices, only these two indices, and other distance-independent ones (ratios between diameter and mean diameter, and individual basal area and stand basal area) were tested for inclusion in the final models as explicative variables.

Mixed model techniques were also used in developing individual-tree growth models. In this sense, Palahí et al (2003) used mixed model estimation techniques to develop a diameter increment model for *Pinus sylvestris* in Catalonia (Spain). They explained 24% of the total variability in the 5-year diameter increment. Trasobares et al. (2004a) also developed mixed individual-tree diameter growth models for uneven-aged mixtures of *Pinus sylvestris* and *Pinus nigra* in Catalonia. They models explained 18% of the total variability in the growth of *Pinus sylvestris* and 21% of the variability in the growth of *Pinus nigra*. Trasobares and Pukkala (2004) developed new diameter growth models with the same dataset, and included a past growth index as an additional predictor for site evaluation. The models showed a slightly reduction in the RMSE. Trasobares et al. (2004b) developed mixed linear and non linear models for diameter growth of *Pinus halepensis* stands in Catalonia. They found no differences between the two techniques. The explained variability was low (24%), as in previous studies (Palahí et al., 2003; Trasobares et al., 2004a), mainly because of larger errors in diameter increments (Palahí et al., 2003; Trasobares et al., 2004a, 2004b), which are of greater importance in slow-growth species. Calama and Montero (2005) also used linear mixed model techniques to fit a diameter growth model for stone pine (*Pinus pinea*) in Spain. The results after

applying the fixed part of the model to the 260 trees in the validation dataset indicated that 27% of the total variability was explained. But with single tree calibration and past increment data, 260 additional measurements (past growth) were required to obtain an efficiency value of 48.7%.

The height growth model developed in this study showed poorer results than the basal area model, explaining 36% of the variation in individual-tree annual height increment, with a mean error of 0.36 m. This has also been reported by numerous authors. Hasenauer and Monserud (1997) found that the measurement errors in remeasured heights on standing trees were so large that the underlying height increment signal was almost hidden (only explained 14% of the total variation). Using increment from remeasured height in even-aged-stands, Tanaka (1988) found that so little variation in height increment could be explained ( $R^2 < 0.01$ ) that a purely stochastic height increment model was developed instead. In a similar way, other authors developed non-linear height-diameter models to obtain estimations of the height for each individual tree (e.g., Mabvurira and Miina, 2002; Palahí et al., 2003; Trasobares et al., 2004a, 2004b). Uzoh (2001) included available water index (AWI) in his model as an indicator of site productive potential and the model performed better than those mentioned (explained 34% of the total variability). Nord-Larsen (2006) found that his model explained a little more than one-third of the variation in periodic annual increment (37%) for European beech in Denmark. The individual-tree height increment model developed for the growth simulator PTAEDA3 (Burkhart et al., 2003) provided better predictions (explained 46% of the total variation). This model defines a potential height increment and then reduces it by use of the crown ratio and the competition index developed by Hegyi (1974) and applied by Daniels and Burkhart (1975). It is, however, a distance-dependent growth model, because the Hegyi index is a spatial index.

The sign of the parameters in the individual-tree basal area and height growth models developed in this study has always biological sense. The basal area increment increases as the size of a tree becomes larger (bigger diameter), and decreases as age ( $t$ ), basal area per hectare ( $G$ ), the *BALMOD* index and the basal area ratio become larger, showing that as a stand becomes older and denser the basal area growth is smaller, and suppressed trees grow less than the larger ones. Other authors (e.g., Holdaway, 1984; Pukkala, 1989; Miina, 1993) also found that a competition index denoting the social status of a tree within the stand was highly correlated with increment, which means that trees from the dominant stratum are expected to reach larger increments than those from other strata. Conceptually, *BALMOD* and *BAR* indirectly quantify the competition effect from above (large-sized competitors), whereas stand basal area indirectly quantifies the competition effect from both above and below (large- and small-sized competitors) (Zhang et al., 2004b).

The height increment increases as the site index ( $SI$ ) and the diameter ( $d$ ) become larger, showing that in better sites and for thicker trees the height increment is larger. It

decreases as height ( $h$ ), age ( $t$ ) and the ratio basal area-diameter ( $R_{BA-D}$ ) become larger, which means that the height growth of tall and old trees is less than the height growth of young and small trees. The ratio basal area-diameter shows the social position of a tree within a stand, with the lowest values corresponding to the thickest trees, which should show the largest height growth.

Site index was significant in the height growth model, which showed, as expected, that height growth is strongly influenced by site quality. However, it was not significant in the basal area growth model, which appears to indicate that the key driving basal area growth for radiata pine in the study area is competition rather than site. Nevertheless, the inclusion in the model of tree size and age, which are indicators of past growth, take into account site effects and, thus, other site variables may not be necessary. If both diameter and age are used together in growth modelling, the cumulative effect of past management may be sufficiently assessed (e.g., Harrison et al., 1986; Quicke et al., 1994; Rautiainen, 1999; Schröder et al., 2002).

Although the models developed in this study can explain more than a half and more than a third of the variability in basal area increment and height increment, respectively, between plots variability still exists. This variability may be due to not considering interactions between plot variables and period effects (Henttonen, 1990; Hökkä and Groot, 1999), to ignoring ecological variables that characterize site quality more adequately than site index or size, or to not taking into account silvicultural treatments applied in the past (Hynynen, 1995; Hökkä et al., 1997). Large within-tree residual variability may be due to human error in diameter measurements (Pukkala, 1989). Prodan (1965) estimated that basal area cannot be measured to closer than 0.3% with calipers. This measurement error increases by one order of magnitude when applied to the measurement of basal area increment (Monserud and Sterba, 1996). Clearly, the procedure for measuring and calculating the dependent variable affects the upper limit of explainable variation (Monserud and Sterba, 1996). Additional sources of unexplained variation are pure error, which no model can explain (Draper and Smith, 1981), and variation due to genetic factors and climatic factors, which inventory data do not attempt to measure.

The procedure applied in the calculation of annual tree growth based on successive measurements implies the assumption that tree growth is constant within the measurement period. Because of the irregular measurement periods, annual basal area and height growth were derived from growth periods of 3 and 6 years. In reality, however, diameter growth over time is hardly linear, but varies with the season (Downes et al., 1999; Nöjd et al., 1999). This can cause serious bias in the prediction of age-related growth pattern of tree growth, especially in fast-growing species. However, in this study, trees were always measured between November and February, so it was not necessary to take into account monthly adjustments according to the biological growth period in temperate stands in Galicia, and only the annual growth was modelled.

The models developed in this study did not address the importance of climate in tree growth. The incorporation of climatic data (particularly precipitation and temperature) into the models will further improve the accuracy of their predictions.

The ability of the models developed here to handle thinning effects is associated with the variation in stand variables and competition indices that the removal of some trees causes. The data used in this study are a very representative cross-section of both the diversity of radiata pine Galician forests and stand management methods. Plots that had been thinned and those that had not been thinned prior to each growth period were intentionally not distinguished. Plots in which thinnings were carried out in the middle of the growth period were not used, because the time of thinning was unknown, and the rates of mortality and growth would change after the thinning operation. Past research has shown that a true thinning effect (i.e., in addition to a change-in-density-response) was rarely significant (e.g., Pukkala, 1989; Pukkala and Kolström, 1991; Hasenauer, 1994; Windhager, 1999), and was then only a minor effect (Monserud and Sterba, 1996). Thus, it is assumed that released trees will respond to post-thinning stand density just as trees in unthinned stands respond to current stand density. This is not to suggest that true thinning effects do not exist (e.g., shock and growth reduction from releasing trees with only shade leaves), but rather that the dominant factor determining subsequent growth is density (Monserud and Sterba, 1996) and current competition as described by *BALMOD* (Schröder et al., 2002).

In summary, model selection has been viewed as a compromise between biological and statistical considerations. Models [13] and [14] produced curves with an adequate residual distribution as well as good values of the goodness-of-fit statistics (Table 2). Based on these considerations, the use of the fixed part of these models is proposed for individual-tree basal area and height annual growth estimations of radiata pine stands in Galicia, with the parameter estimates shown in Table 2.

The present investigation was based primarily on trees of age between 8-47 years. Taking into account that most of the stands of the type covered in this study will be clear felled within the interval of 25–45 years depending on site quality (Rodríguez et al., 2002; Sánchez et al., 2003; Castedo-Dorado, 2004), the models should be suitable for predicting individual-tree basal area and height growth to the entire rotation age of the species in the region of Galicia.

## 4. Conclusions

Mixed-model estimation techniques were used to estimate fixed and random-effects parameters for both individual-tree basal area and height growth models for radiata pine in Galicia. The inclusion of random effects specific to each plot allowed consideration of

the lack of independence among observations derived from the special hierarchical structure of the data (trees within plots).

The effect of current competition on individual tree growth is expressed by means of the *BALMOD* competition index (Schröder and Gadow, 1999) and a basal area ratio for the basal area model, and with a ratio basal area-diameter for the height growth model. The effect of past competition is expressed by tree size and stand variables. Current tree size is a good indicator of future growth, since it includes both past competitive interactions and genotypic differences in response to environmental variability (Perry, 1985).

The models developed in the present study assume that a released tree will respond to post-thinning density in the same way as a tree in an unthinned stand would respond to current stand density. The problem with this assumption is that there may be a time lag of some years before a released tree is able to adapt to the increased growing space. In this case growth would be overestimated in the first years following thinning (Schröder et al., 2002). In the future it would be interesting to conduct thinning experiments to evaluate model performance in relation to thinning effects.

Among other factors, tree growth is affected by long-term environmental change (Zeide, 1993). This factor, however, is not reflected by the growth equations considered above, which present tree growth (increment) as a function of tree and stand variables. To decide whether growth equations should contain a term responsible for environmental change, its effect on tree growth must be investigated.

In practical terms, the fixed parts of equations [13] and [14] are recommended for individual-tree basal area and height annual growth predictions in the age interval 10-45 years in radiata pine plantations in Galicia. It is also recommended that field studies of individual-tree growth in old pine plantations are continued.

## 5. References

- Akaike, H., 1974. A New Look at the Statistical Model Identification. IEEE Transaction on Automatic Control, AC-19, 716-723.
- Alder, D., 1979. A distance-independent tree model for exotic conifer plantations in East Africa. For. Sci. 25, 59-71.
- Alder, D., 1995. Growth modelling for mixed tropical forests. Oxford Forestry Institute, Oxford Uni., Oxford.
- Alemdag, I.S., 1978. Evaluation of some competition indices for the prediction of diameter increment in planted white spruce. Can. For. Serv., Forest Manage. Inst., Inf. Rep. FMR-X-108.
- Beal, S.L., Sheiner, L.B., 1982. Estimating population kinetics. CRC Crit. Rev. Biomed. Eng. 8, 195-222.

- Beal, S.L., Sheiner, L.B., 1988. Heteroskedastic nonlinear regression. *Technometrics* 30, 327–338.
- Bella, I.E., 1971. A new competition model for individual trees. *For. Sci.* 17, 364–372.
- Burkhart, H.E., Amateis, R.L., Westfall, J.A., Daniels, R.F., 2003. PTAEDA3: Simulation of Individual Tree Growth, Stand Development and Economic Evaluation In Loblolly Pine Plantations. Report No. 134, College of Natural Resources, Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, Virginia. 23pp.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 1988. Model selection and inference. A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.
- Calama, R., Montero, G., 2005. Multilevel linear mixed model for tree diameter increment in stone pine (*Pinus pinea*): a calibrating approach. *Silva Fenn.* 39(1), 37–54.
- Castedo-Dorado, F., Diéguez-Aranda, U., Barrio, M., Sánchez, M., Gadow, K.v., 2006. A generalized height-diameter model including random components for radiata pine plantations in northwestern Spain. *For. Ecol. Manage.* 229, 202–213.
- Castedo-Dorado, F., Diéguez-Aranda, U., Álvarez-González, J.G., 2007. A growth model for *Pinus radiata* D. Don stands in north-western Spain. *Ann. For. Sci.* 64, 453–465.
- Corral-Rivas, J.J., Álvarez, J.G., Aguirre, O., Hernández, F.J., 2005. The effect of competition on individual tree basal area growth in mature stands of *Pinus cooperi* Blanco in Durango (Mexico). *Eur. J. Forest Res.* 124, 133–142.
- Daniels, R.F., Burkhardt, H.E., 1975. Simulation of individual tree growth and stand development in managed loblolly pine plantations. *Div For. & Wildl. Res., Va. Polytech. Inst. and State Univ., Publ. FWS-5-75.* 69pp.
- Daniels, R.F., Burkhardt, H.E., Clason, T.R., 1986. A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees. *Can. J. For. Res.* 16, 1230–1237.
- DGCN, 1998. Segundo inventario forestal nacional, 1986-1996. España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- DGCN, 2002. Tercer inventario forestal nacional, 1997-2006: Galicia. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Diéguez-Aranda, U., Burkhardt, H.E., Rodríguez-Soalleiro, R., 2005. Modelling dominant height growth of radiata pine (*Pinus radiata* D. Don) plantations in north-western Spain. *For. Ecol. Manage.* 215, 271–284.
- Downes, G.M., Beadle, G., Gensler, W., Mummery, D., Worledge, D., 1999. Diurnal variation and radial growth of stems in young plantation eucalypts. In: Wimmer, R., Vetter, R.E. (Eds.), *Tree Ring Analysis: Biological, Methodological, and Environmental Aspects.* CABI Publishing, Wallingford, UK, pp. 83–104.
- Draper, N.R., Smith, H., 1981. *Applied Regression Analysis* (Second ed.). John Wiley & Sons, New York, 709 pp.
- Fang, Z., Bailey, R.L., 2001. Nonlinear mixed effects modelling for slash pine dominant height growth following intensive silvicultural treatments. *For. Sci.* 47, 287–300.
- Fox, J.C., Ades, P.K., Bi, H., 2001. Stochastic structure and individual-tree growth models. *For. Ecol. Manage.* 154, 261–276.
- Gadow, K.v., Hui, G., 1999. *Modelling Forest Development*, Kluwer Academic Publishers.



- Gregoire, T.G., 1987. Generalized error structure for forestry yield models. *For. Sci.* 33, 323–444.
- Gregoire, T.G., Schabenberger, O., Barret, J.P., 1995. Linear modelling of irregularly spaced, unbalanced, longitudinal data from permanent-plot measurements. *Can. J. For. Res.* 25, 137–156.
- Hamilton, D.A., Edwards, B.M., 1976. Modelling the probability of individual tree mortality. USDA For. Serv. Res. Pap. INT-185, Intermountain Forest and Range Experimental Station, Ogden, UT.
- Harrison, W.C., Burk, T.E., Beck, D.E., 1986. Individual tree basal area increment and total height equations for Appalachian mixed hardwoods after thinning. *SJAF* 10, 99–104.
- Harvey, A.C., 1981. *Time Series Models*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Hasenauer, H., 1994. Ein Einzelbaumwachstumssimulator für ungleichaltrige Fichten-Kiefern und Buchen-Fichtenmischbestände. *Forstliche Schriftenreihe, Univ. f. Bodenkultur*. Vol. 8. Österr. Ges. Waldökosystemforschung und experimentelle Baumforschung an der Universität für Bodenkultur, Wien, 152 pp.
- Hasenauer, H., Monserud, R.A., 1997. Biased predictions for tree height increment models developed from smoothed 'data'. *Ecological Modelling* 98, 13–22.
- Hegyí, F., 1974. A simulation model for managing jack pine stands, In: Fries, J., (Ed.), *Growth models for tree and stand simulation*, Proceedings of IUFRO meeting Sr.01.04, Royal College of Forestry, Stockholm, pp. 74–90.
- Henttonen, H., 1990. Variation in the diameter growth of Norway spruce in Southern Finland. Ph. Dr. Thesis, University of Helsinki, Helsinki. 88 pp.
- Hökkä, H., Groot, A., 1999. An individual-tree basal area growth model for black spruce in second-growth peatland stands. *Can. J. For. Res.* 29, 621–629.
- Hökkä, H., Alenius, V., Penttilä, T., 1997. Individual-tree basal area growth models for Scots pine, pubescent birch and Norway spruce on drained peatlands in Finland. *Silva Fenn.* 31(2), 161–178.
- Holdaway, M.R., 1984. Modeling the effect of competition on tree diameter growth as applied in Stems. USDA Forest Service, Gen. Tech. Rep. NC-94. 8p.
- Huang, S., Price, D., Titus, S.J., 2000. Development of ecoregion-based height-diameter models for white spruce in boreal forest. *For. Ecol. Manage.* 129, 125–141.
- Huang, S., Yang, Y., Wang, Y., 2003. A critical look at procedures for validating growth and yield models. In: Amaro, A., Reed, D., Soares, P. (Eds.), *Modelling forest systems*, CAB International, Wallingford, UK. pp. 271–293.
- Hynynen, J., 1995. Predicting the growth response to thinning for Scots pine stands using individual tree growth models. *Silva Fenn.* 29(3), 225–246.
- Jonson, E.W., 1973. Relationship between point density and growth, *Agric. Exp. Stn., Auburn Uni. Bull.* 447.
- Kozak, A., Kozak, R., 2003. Does cross validation provide additional information in the evaluation of regression models? *Can. J. For. Res.* 33, 976–987.
- Kiviste, A., Álvarez González, J.G., Rojo Alboreca, A., Ruiz González, A.D., 2002. Funciones de crecimiento de aplicación en el ámbito forestal. *Monografías INIA: Forestal* N°. 4., Madrid, 190 p.

- Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J., Neter, J., 2004. Applied Linear Regression Models (Fourth ed.). McGraw-Hill, Irwin.
- Lappi, J., 1986. Mixed linear models for analyzing and predicting stem form variation of Scots pine. *Commun. Insti. For. Fenn.* 134, 1–69.
- Lappi, J., 1991. Calibration of height and volume equations with random parameters. *For. Sci.* 37, 781–801.
- Lindstrom, M.J., Bates, D.M., 1990. Nonlinear mixed effects for repeated measures data. *Biometrics* 46, 673–678.
- Mabvurira, D., Miina, J., 2002. Individual-tree growth and mortality models for *Eucalyptus grandis* (Hill) Maiden plantations in Zimbabwe. *For. Ecol. Manage.* 161, 231–245.
- MacFarlane, D.W., Green, E.J., Brunner, A., Burkhart, H.E., 2002. Predicting survival and growth rates for individual loblolly pine trees from light capture estimates. *Can. J. For. Res.* 32, 1970–1983.
- Martin, G.L., Ek, A.R., 1984. A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. *For. Sci.* 30, 731–743.
- Miina, J., 1993. Residual variation in diameter growth in a stand of Scots pine and Norway spruce. *For. Ecol. Manage.* 58, 111–128.
- Monserud, R.A., Sterba, H., 1996. A basal area increment model for individual trees growing in even- and uneven-aged forest stands in Austria. *For. Ecol. Manage.* 80(1-3), 57–80.
- Moore, J.A., Budelsky, C.A., Schlesinger, R.C., 1973. A new index representing individual tree competitive status. *Can. J. For. Res.* 3, 495–500.
- Munro, D.D., 1974. Forest growth models—a prognosis. In: Fries, J., (Ed.), *Growth models for tree and stand simulation*, Proceedings of IUFRO meeting Sr.01.04, Royal College of Forestry, Stockholm, pp. 7–21.
- Myers, R.H., 1990. *Classical and Modern Regression with Applications* (Second ed.). Duxbury Press, Belmont, CA.
- Neter, J., Wasserman, W., Kutner, M., 1990. *Applied Linear Statistical Models* (Third ed.). Irwin, Homewood, IL.
- Nöjd, P., Isango, J., Saramäki, J., 1999. The daily growth of *Pinus patula* in southern Tanzania – results of a pilot study. In: Pukkala, T., Eerikäinen, K. (Eds.), *Modelling the Growth of Tree Plantations and Agro-Forestry Systems in South and East Africa*. Research Notes 97. Faculty of Forestry, University of Joensuu, Finland, pp. 79–87.
- Noone, C.S., Bell, J.F., 1980. An evaluation of eight intertree competition indices. *Res. Note*, No. 66, Oregon State Univ., For. Res. Lab.
- Nord-Larsen, T., 2006. Modeling individual-tree growth form data with highly irregular measurement intervals. *For. Sci.* 52(2), 198–208.
- Nyström, K., Kexi, M., 1997. Individual tree basal area growth models for young stands of Norway spruce in Sweden. *For. Ecol. Manage.* 97, 173–185.
- Opie, J.E., 1968. Predictability of individual tree growth using various definitions of competing basal area. *For. Sci.* 14, 314–323.
- Palahí, M., Pukkala, T., Miina, J., Montero, G., 2003. Individual-tree growth and mortality models for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in north-east Spain. *Ann. For. Sci.* 60, 1–10.

- Parresol, B.R., 1995. Basal area growth for 15 tropical tree species in Puerto Rico. *For. Ecol. Manage.* 73, 211–219.
- Perry, D.A., 1985. The competition process in forest stands. In: Cannel, M.G.R., Jackson, J.E. (Eds.), *Trees as crop plants*. Institute of Terrestrial Ecology, Natural Environment Research Council, pp. 481–506.
- Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 1998. *Model Building for Nonlinear Mixed Effects Model*. Department of Statistics, University of Wisconsin, Madison, WI.
- Pretzsch, H., Biber, P., Dursky, J., 2002. The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. *For. Ecol. Manage.* 162, 3–21.
- Prodan, M., 1965. *Holzmesslehre*. J.D. Sauerländer, Frankfurt, 645 pp.
- Pukkala, T., 1988. Studies on the effect of spatial distribution of trees on the diameter growth of Scots pine. *Publications in Science No. 13*, University of Joensuu.
- Pukkala, T., 1989. Predicting diameter growth in an even-aged Scots pine stand with a spatial and a non spatial model. *Silva Fenn.* 23, 101–116.
- Pukkala, T., Kolström, T., 1991. Effect of spatial pattern of trees on the growth of a Norway spruce stand. A simulation model. *Silva Fenn.* 25(3), 117–131.
- Quicke, H.E., Mehldahl, R.S., Kush, J.S., 1994. Basal area growth of individual trees: a model derived from a regional longleaf pine growth study. *For. Sci.* 40(3), 528–542.
- Rautiainen, O., 1999. Spatial yield model for *Shorea robusta* in Nepal. *For. Ecol. Manage.* 119, 151–162.
- Rawlings, J.O., 1988. *Applied Regression Analysis-A Research Toold*. Wadsworth, Belmont, CA.
- Ryan, T.P., 1997. *Modern Regression Methods*. John Wiley & Sons, New York.
- Sánchez, F., Rodríguez, R., Rojo, A., Álvarez, J.G., López, C.A., Gorgoso, J.J., Castedo, F., 2003. Crecimiento y tablas de producción de *Pinus radiata* D. Don en Galicia. *Invest. Agr. Sist. Recur. For.* 12(2), 65–83.
- SAS Institute Inc., 2004. *SAS/STAT® 9.1 User's Guide*. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Schröder, J., Gadow, K.v., 1999. Testing a new competition index for maritime pine in north-western Spain. *Can. J. For. Res.* 29, 280–283.
- Schröder, J., Rodríguez, R., Vega, G., 2002. An age-independent basal area increment model for maritime pine trees in Northwestern Spain. *For. Ecol. Manage.* 157, 55–64.
- Searle, S.R., Cassela, G., McCulloch, C.E., 1992. *Variance components*. Wiley, New York.
- Shafii, B., Moore, J.A., Newberry, J.D., 1990. Individual-tree diameter growth models for quantifying within stand response to nitrogen fertilization. *Can. J. For. Res.* 20, 1149–1155.
- Sheiner, L.B., Beal, S.L., 1985. Pharmacokinetic parameter estimates from several least squares procedures: superiority of extended least squares. *J. Pharmacokinet. Biopharm.* 13, 185–201.
- Shifley, S.R., Moser, J.W., Brown, K.M., 1982. Growth and yield models for the elm-ash-cottonwood type in Indiana. *USDA For. Serv., Res. Pap. NC-218*.
- Stage, A.R., 1973. Prognosis model for stand development. *USDA For. Serv., Res. Pap. INT-137*.
- Sterba, H., Blab, A., Katzensteiner, K., 2002. Adapting an individual tree growth model for Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) in pure and mixed species stands. *For. Ecol. Manage.* 159, 101–110.

- Tanaka, K., 1988. A stochastic model of height growth in an even-aged pure forest stand: why is the coefficient of variation of the height distribution smaller than that of the diameter distribution? *J. Jpn. For. Soc.* 70(1), 20–29.
- Temesgen, H., Gadow, K.v., 2004. Generalized height-diameter models – an application for major tree species in complex stands of interior British Columbia. *Eur. J. For. Res.* 123, 45–51.
- Tennent, R.B., 1982. Individual-tree growth model for *Pinus radiata*. *N.Z.J. For. Sci.* 12, 62–70.
- Trasobares, A., Pukkala, T., Miina, J., 2004a. Growth and yield model for uneven-aged mixtures of *Pinus sylvestris* L. and *Pinus nigra* Arn. in Catalonia, north-east Spain. *Ann. For. Sci.* 61, 9–24.
- Trasobares, A., Tomé, M., Miina, J., 2004b. Growth and yield model for *Pinus halepensis* Mill. in Catalonia, north-east Spain. *For. Ecol. Manage.* 203, 49–62.
- Trasobares, A., Pukkala, T., 2004. Using past growth to improve individual-tree diameter growth models for uneven-aged mixtures of *Pinus sylvestris* L. and *Pinus nigra* Arn. in Catalonia, north-east Spain. *Ann. For. Sci.* 61, 409–417.
- Uzoh, F.C.C., 2001. A height increment equation for young ponderosa pine plantations using precipitation and soil factors. *For. Ecol. Manage.* 142, 193–203.
- Vanclay, J.K., 1994. Modelling forest growth and yield: application to mixed tropical forests. CAB International, UK.
- van Laar, A., Akça, A., 1997. Forest mensuration. Cuvillier, Göttingen.
- Vonesh, E.F., Chinchilli, V.M., 1997. Linear and Nonlinear Models for the Analysis of Repeated Measurements. Marcel Dekker, Inc., New York.
- West, P.W., 1980. Use of diameter increment and basal area increment in tree growth studies. *Can. J. For. Res.* 10, 71–77.
- West, P.W., 1981. Simulation of diameter growth and mortality in regrowth Eucalypt forest of Southern Tasmania. *For. Sci.* 27, 603–616.
- West, P.W., Ratkowsky, D.A., Davis, A.W., 1984. Problems of hypothesis testing of regressions with multiple measurements from individual sampling units. *For. Ecol. Manage.* 7, 207–224.
- Windhager, M., 1999. Vergleich von distanzabhängigen und unabhängigen konkurrenzbeschreibenden Faktoren und ihrer Auswirkung auf den Grundflächenzuwachs. *Allg. For. u. J.-Ztg.* 7, 133–136.
- Wykoff, W.R., 1990. A basal area increment model for individual conifers in the northern Rocky Mountains. *For. Sci.* 36(4), 1077–1104.
- Xunta de Galicia, 2001. O monte galego en cifras. Dirección Xeral de Montes e Medio Ambiente Natural, Consellería de Medio Ambiente.
- Zeide, B., 1985. Tolerante and self-tolerance of tress. *For. Ecol. Manage.* 13, 149–166.
- Zeide, B., 1993. Analysis of growth equations. *For. Sci.* 39(3), 594–616.
- Zhang, S., Amateis, R.L., Burkhart, H.E., 1997. Constraining individual tree diameter increment and survival models for Loblolly pine plantations. *For. Sci.* 43, 414–423.
- Zhang, L., Peng, C., Dang, Q., 2004b. Individual-tree basal area growth models for jack pine and black spruce in northern Ontario. *The Forestry Chronicle* 80(3), 366–374.

Zhao, D., Borders, B., Wilson, M., Rathbun, S.L., 2006. Modeling neighborhood effects on the growth and survival of individual trees in a natural temperate species-rich forest. *Ecological Modelling* 196, 90-102.

## An individual-tree mortality model for *Pinus radiata* D. Don plantations in Galicia

### Summary

An individual-tree mortality model for radiata pine (*Pinus radiata* D. Don) plantations was developed. The model relies on data from three inventories of a network of 130 permanent plots in the region of Galicia (northwestern Spain). The equation that predicts the probability of complete survival is a logistic function, which depends on tree size (diameter), stand basal area, dominant height and the *BALMOD* competition index. When a cut-off value of 0.55 was applied, the model correctly classified 99% of live trees and 25% of dead ones. However, a cut-off of 0.71 is recommended for practical use, in which case the model correctly classified 95% of live trees and 46% of dead ones.

**Key words:** logistic regression, radiata pine, mortality.

### Resumen

Se desarrolló un modelo de mortalidad de árbol individual para el pino radiata (*Pinus radiata* D. Don). El modelo se ajustó con datos de tres inventarios de una red de 130 parcelas permanentes situadas en Galicia (noroeste de España). La ecuación utilizada para predecir la probabilidad de supervivencia es la función logística. El modelo depende del tamaño del árbol (diámetro), el área basimétrica, la altura dominante y el índice de competencia *BALMOD*. Cuando se utiliza un valor de corte de 0.55, el modelo clasifica correctamente el 99% de los pies vivos y el 25% de los pies muertos. Sin embargo, se recomienda usar un valor de corte de 0.71 para su utilización práctica, en cuyo caso el modelo clasifica correctamente el 95% de los pies vivos y el 46% de los pies muertos.

**Palabras clave:** regresión logística, pino radiata, mortalidad.

## 1. Introduction

Although consideration of mortality is important for correct description of forest status and evolution, it remains one of the least understood yet important components of growth and yield estimation (Hamilton, 1986; Flewelling and Monserud, 2002). Mortality is extremely variable and difficult to predict (Lee, 1971), perhaps because the focus is on modelling the occurrence of rare events (Flewelling and Monserud, 2002).

Tree mortality plays a key role in the functional and structural dynamics of forest ecosystems, both as a mechanism for the release of carbon and nutrients, and as an agent of forest structural and compositional change (Franklin et al., 1987). Plant death is a complex process, which is influenced by physiology, environment, successional development, age and chance (Harcombe, 1986; Franklin et al., 1987). In general, trees die when they cannot acquire or mobilize sufficient resources to recover from stress, heal injuries or sustain life, or when they are killed by some external factor. However, the interactive and sequential nature of the complex mortality mechanisms makes it virtually impossible to produce a definitive classification of what caused the ultimate death of a tree (Franklin et al., 1987). Perhaps mortality would appear less stochastic if relevant environmental variables were measured on permanent plots, and if the genetic status of the trees could be characterized (Monserud and Sterba, 1999). In individual-tree models, it has been shown that in addition to the effect of competition, the rate of mortality varies among sites (Eid and Tuhus, 2001; Yao et al., 2001; Jutras et al., 2003).

Lee (1971) distinguished between regular mortality, which results from competition for light, water and soil nutrients within a stand (Peet and Christensen, 1987), and irregular mortality, which may result from autoecological disturbances such as fire, wind, snow or insect outbreaks. Most mortality models in forest systems predict only regular mortality (e.g., Lee, 1971; Monserud, 1976; Álvarez González et al., 2004; Diéguez-Aranda et al., 2005b) or a specific type of irregular mortality (e.g., Stage, 1973; Negron, 1998; Alfaro et al., 1999; Seidl et al., 2007).

In a broad sense, mortality can be conceptualized as a cumulative process (Anderson, 2000) in which the events that occur over the lifetime of an organism influence its likelihood of survival (Mangel and Bonsall, 2004). Temperate-zone trees are particularly amenable to such an approach, as many species record a detailed history of these life events in their annual growth rings (Das et al., 2007). The growth of a particular tree can then be understood as an integrated measure of the physiological realities that contribute to its likelihood of survival (Kyto et al., 1996).

Improvements in computing techniques have made it possible to use the individual tree, rather than the stand, as the basic prediction unit (Yao et al., 2001). Individual tree mortality models differ considerably from stand level mortality models in that an

estimate of the probability of survival is provided for each individual tree involved in the growth prediction (Clutter et al. 1983).

Statistical methods are most commonly used to model individual-tree mortality (Monserud and Sterba, 1999). Generally, the parameters of a flexible non-linear function bounded by 0 and 1 are estimated by weighted nonlinear regression or a multivariate maximum likelihood procedure (Neter and Maynes, 1970). Although most cumulative distribution functions will work, the most popular is the logistic or logit, which was introduced by Hamilton (1974) and Monserud (1976) as an individual tree mortality function and has been widely employed to model mortality (e.g., Hamilton, 1986; Vanclay, 1994; Monserud and Sterba, 1999; Álvarez González et al., 2004; Diéguez-Aranda et al., 2005b).

Some additional procedures have been used to model individual tree mortality, such as recursive partitioning (Breiman et al., 1984; Verbyla, 1987) and neural networks (Hasenauer et al., 2001). Unfortunately, neither has led to significant improvement in the ability to predict mortality by classical statistical methods (Monserud and Sterba, 1999).

Simulator architecture determines how mortality must be calculated and simulated. Mortality is discrete in a spatial simulator, with the tree either completely dead or alive. This mortality process is stochastic. Furthermore, the costs of misclassification are not equal in spatial models. Misclassifying a live tree as dead can never be corrected, but misclassifying a dead tree as live can be corrected in the future. Mortality may be continuous in a nonspatial simulator, with the mortality rate smoothly reducing the number of trees each sample tree represents. Therefore, it is much easier to predict mortality rates over large areas by use of non-spatial models (Flewelling and Monserud, 2002).

This study aimed to construct a logistic regression model for the individual-tree annual probability of mortality in even-aged radiate pine plantations. Only regular competition-related mortality was accounted for. The model should be applicable to an individual-tree growth simulation system and thus be based on tree, stand, and site attributes that are generally recorded in forest management planning and forest inventories. Therefore a non-spatial model was constructed.



## 2. Materials and methods

### 2.1. Data

The data used to develop the individual-tree mortality model belong to the *Unidade de Xestión Forestal Sostible* (Sustainable Forest Management Unit) of the University of Santiago de Compostela (Spain). Initially, in the winter of 1995-96, a network of 223 plots was established in pure radiata pine plantations. The plots were located throughout the area of distribution of this species in Galicia, and were subjectively selected to represent the existing range of ages, stand densities and sites. The plot size ranged from 625 m<sup>2</sup> to 1200 m<sup>2</sup>, depending on stand density, in order to achieve a minimum of 30 trees per plot. This procedure was adopted because the plots were established in order to develop a whole stand model, and an adequate number of trees are required for accurate estimation of yield and growth. All the trees in each sample plot were labelled with a number. Two measurements of diameter at breast height ( $d$ ) at right angles were made in all the trees, with callipers. Total tree height ( $h$ ) was measured in a randomized sample of 30 trees in the plot and in an additional sample that included the dominant trees (the proportion of the 100 thickest trees per hectare, depending on plot size). Diameter at breast height was measured to the nearest 0.1 cm and total tree height was measured to the nearest 0.1 m. Descriptive variables of each tree were also recorded, e.g., if they were alive or dead.

After examination of the data for evidence of plots installed in poor or extreme site conditions and plots in which very intensive silvicultural treatments were carried out, and consideration of plots that had disappeared because of forest fires or clear-cutting, a subset of 155 of the initially established plots was re-measured in the winter of 1998-99. Following similar criteria, a subset of 56 of these twice-measured plots were measured again in the winter of 2004-05. The interval between the measurements was considered sufficient to absorb the short-term effects of abnormal climatic extremes. In most cases, an interval of 3-5 years is appropriate for fast-growing species (Gadow and Hui, 1999).

Although there were many re-measured plots, data from those in which only one inventory was made or those in which thinnings were carried out in the middle of the growth period were not used to fit this model, because the timing of thinning was unknown. Thus, data from 130 plots measured in the first and the second inventories, and from 51 plots measured in the second and the third inventories, were finally used to fit the model.

Summary statistics, including the mean, minimum, maximum and standard deviation of each of the main tree and stand variables of the dataset are given in Table 1.

**Table 1.** Characteristics of the fitting data set.

Variable	Mean	Minimum	Maximum	Standard Deviation
$d$	20.6	5.1	80.7	11.0
$h$	18.4	3.6	39.5	6.5
$N$	904	192	3856	528
$G$	36.0	6.6	70.6	11.2
$D_g$	25.7	6.9	53.8	9.9
$H_0$	21.4	6.8	35.2	5.9
$t$	25.2	8.0	47.0	8.9
$SI$	19.1	11.1	27.6	3.4

$d$ : diameter at breast height (cm, 1,3 m above ground level);  $h$ : total tree height (m);  $N$ : number of trees per hectare;  $G$ : stand basal area ( $\text{m}^2\text{ha}^{-1}$ );  $D_g$ : quadratic mean diameter (cm);  $H_0$ : dominant height (m);  $t$ : age (years);  $SI$ : site index, defined as the dominant height (m) that a stand reaches at 20 years, and determined with the site quality system developed by Diéguez-Aranda et al. (2005a).

## 2.2. Model specification

One complication in mortality modelling is unequal lengths of growth periods (Flewelling and Monserud, 2002). Because a tree can only die once, mortality is not a Markov process, although survival is. This property requires that all algebraic calculation be mediated in terms of survival, not mortality (Flewelling and Monserud, 2002). The probabilities of survival ( $P_s$ ) and mortality ( $P_m$ ) are connected by the standard identity:

$$P_s = 1 - P_m \quad [1]$$

The compound interest formula should be used to convert survival to other lengths of growth period:

$$1 \text{ year: } P_{s_1} = 1 - P_{m_1} \quad [2]$$

$$n \text{ year: } P_{s_n} = P_{s_1} P_{s_1} \dots P_{s_1} = (P_{s_1})^n = (1 - P_{m_1})^n \quad [3]$$

(the Markov property)

$$1 \text{ year: } P_{m_1} = 1 - P_{s_n}^{1/n} \quad [4]$$

The compound interest formula (Markov property) can convert mortality or survival rates for any length of growth period to an annual basis. It is important to have this flexibility to simulate any reasonable length of growth period (Flewelling and Monserud, 2002).

Modelling of tree mortality requires fundamentally different statistical methods than those used for most of the other components of forest growth models. This is because the

dependent variable is dichotomous rather than continuous: 1 or 0 (live or dead). It then follows that the variance is Binomial and not constant:  $\text{Var} = P(1 - P) = P_m P_s$ . Maximum Likelihood (ML) methods are the correct procedures to use for estimation (Flewelling and Monserud, 2002). Although weighted nonlinear regression can be used to estimate the parameters of a probability of mortality function, maximum likelihood methods are well behaved and more straightforward (Monserud and Sterba, 1999). The likelihood of a sample of observations is the joint probability of that sample. The log of this product is used instead because it is a monotonically increasing function of the likelihood and is much easier to differentiate and maximize (Mendenhall and Shaeffer, 1973).

The logistic equation was used to model the probability of survival. The logistic for the probability of survival ( $P_s$ ) is:

$$P_s = \frac{1}{1 + e^{\mathbf{X}\beta}} \quad [5]$$

where  $\mathbf{X}$  is the matrix of independent variables, which characterize the competition state,  $\beta$  is a vector of parameters to be estimated and  $e$  is the base of the natural logarithm. Invocation of the identity  $P_s = 1 - P_m$  and some algebraic manipulation leave the closely related logistic form for the probability of mortality ( $P_m$ ):

$$P_m = \frac{e^{\mathbf{X}\beta}}{1 + e^{\mathbf{X}\beta}} \quad [6]$$

The inverse transformation has a long history (McCullagh and Nelder, 1989):

$$\log(P_m / (1 - P_m)) = \mathbf{X}\beta \quad [7]$$

This equation, recognizable as the “logit” equation, provides the link between the unconstrained function  $\mathbf{X}\beta$  and the logistic probability prediction, which is bounded by [0,1].

Maximum likelihood solutions can be derived directly by iterating the model parameters until the likelihood is maximized, or equivalent until the negative log likelihood is minimized. This was done by use of the SAS/STAT<sup>®</sup> NLIN procedure (SAS Institute Inc., 2004), and with the keyword `_LOSS_` to define the objective criteria as explained in Flewelling and Monserud (2002).

The starting point for the development of the mortality model was the determination of the individual tree condition at the end of the growth period. Individual tree records were coded as either live (0) or dead (1). For the entire dataset this resulted in 10988 (91.62%) records classified as live and 1005 (8.38%) classified as dead.

The next step was to specify the set of independent variables that potentially influenced the likelihood of mortality. As it would be very easy to over-parameterize the resulting mortality model by including site-specific variables such as slope, aspect,

elevation, soil type... (Monserud and Sterba, 1999), a reduced set of variables describing tree size, competition and vigour, which are biologically connected to the mortality process of a tree (Hamilton, 1986; Monserud and Sterba, 1999) were used.

Diameter is an important and reliable measure of tree size. It is also the most easily available and precise tree size measurement that originates from forest inventory plots (Jutras et al., 2003). For woody plants, the larger the individual tree the greater its chances of competing for scarce resources. Thus, mortality rate should decrease as diameter increases (Monserud and Sterba, 1999). Nearly all mortality models include this variable (e.g., Monserud, 1976; Avila and Burkhart, 1992; Hasenauer, 1994; Monserud and Sterba, 1999).

A second important attribute for survival is an indicator of tree vigour. This can be measured from the size of the tree crown (Monserud and Sterba, 1999). Because the height to the base of the live crown was not measured in all trees in this study, it would be necessary to develop a model to calculate the crown ratio. Tree vigour can also be included in the model by use of a diameter increment term (e.g., Monserud, 1976; Buchman et al., 1983; Yao et al., 2001). Simulation studies normally rely on predicted increments that may provide inferior estimates, so it may be preferable to model mortality directly from tree and stand variables (Vanclay, 1995). As current tree size is a good indicator of future growth, because it includes both past competitive interactions and genotypic differences in response to environmental variability (Perry, 1985), tree vigour was taken into account by the variables that describe tree size (e.g., diameter). Some terms that describe the average growth of a tree, such as the quotient between diameter and age, were also used.

Another important factor in predicting mortality is competition. Competition can be expressed by a variety of stand density measures and/or by competition indices. Easy-to-calculate competition indices, such as the stand basal area in larger trees (*BAL*) (Wykoff et al., 1982; Wykoff, 1990) or the modifications of this index (*BAL<sub>R</sub>*, *BALMOD*) proposed by Vanclay (1991) and Schröder and Gadow (1999), respectively, were tested for inclusion in the model to express the mortality rate induced by competition.

A mortality model that is biologically illogical cannot necessarily be expected to perform well outside the data range (Hamilton, 1986). Therefore, an appropriate biological interpretation of the mortality process is essential in considering variable selection. In addition, statistical tests provide a useful tool for when the relationships of some variables are not known (Yao et al., 2001). Thus, different sets of independent variables were used to fit the model by maximizing the log likelihood function; the information obtained was combined with an understanding of the mortality process (Avila and Burkhart, 1992).

In order to find which variables should be considered in the model building, an estimation of the standard stepwise logistic regression model was done by the

SAS/STAT<sup>®</sup> LOGISTIC procedure (SAS Institute Inc., 2004). The variable selection was based on the standard test of this procedure.

### 2.3. Model evaluation and validation

Measurements of goodness-of-fit frequently employed in linear regression are not appropriate for dichotomous variables (Neter and Maynes, 1970; Ryan, 1997); it does not matter how close a prediction for a stand is to 0 or to 1 as long as it classifies the observation correctly (Monserud, 1976). In order to assess the performance of the different models, the correct classification rate (CCR) was calculated. This is a measure of the fit of the model, and is based on the classification table that describes the results obtained with models where the response variable is typically binary. The model predicts continuous probabilities, thus to convert these back to dichotomous results, a cut-off ( $c$ ) must be specified. If the estimated probability is less than  $c$ , the outcome value is 0; otherwise it is 1. The accuracy of the classification is measured by its sensitivity (the ability to predict an event correctly) and specificity (the ability to predict a non-event correctly). Sensitivity is the proportion of event responses that were predicted to be events. Specificity is the proportion of non-event responses that were predicted to be non-events (SAS Institute Inc., 2004). One way to determine the cut-off is to choose it in such a manner that the sum of sensitivity and specificity is maximized. As a supplementary statistic, the generalization of the coefficient of determination ( $\bar{R}^2$ ) suggested by Nagelkerke (1991) was calculated. It is expressed as follows:

$$\bar{R}^2 = \frac{R^2}{\max(R^2)} = \frac{1 - (L(0)/L(\hat{\beta}))^{2/n}}{1 - L(0)^{2/n}} \quad [8]$$

where  $L(0)$  is the likelihood of the intercept-only model,  $L(\hat{\beta})$  is the likelihood of the specified model, and  $n$  is the sample size (see Ryan (1997) for a complete explanation).

The variance inflation factor (VIF) was calculated for each model, because of the sensitivity of logistic regression to multicollinearity among the predictor variables (Hosmer and Lemeshow, 2000). VIFs above 10 are frequently taken as an indication that multicollinearity may be problematic for parameter estimation (Neter et al., 1996). Those alternatives with a VIF higher than 10 were rejected.

Finally, the Hosmer-Lemeshow goodness-of-fit test ( $\hat{C}$ ) (Hosmer and Lemeshow, 2000) was calculated. This consists of grouping the ranked estimated logistic probabilities in 10 groups ( $g$ ) of equal number of subjects, called “deciles of risk”. This test is based on the Pearson  $\chi^2$  test from the  $2 \times g$  table of observed and expected frequencies with  $g - 2$  degrees of freedom. It is expressed as follows:

$$\hat{C} = \sum_{k=1}^g \frac{(o_k - n'_k \bar{\pi}_k)^2}{n'_k \bar{\pi}_k (1 - \bar{\pi}_k)} \quad [9]$$

where  $n'_k$  is the total frequency of observations in the  $k$ th group,  $o_k$  is the total frequency of event outcomes in the  $k$ th group and  $\bar{\pi}_k$  is the average estimated probability of an event outcome for the  $k$ th group.

### 3. Results and discussion

On the basis of the likelihood ratio test and consideration of a rational interpretation as being more important than model precision (Yao et al., 2001), the significant explanatory variables for modelling the probability of survival with the logistic equation (equation [5]) were: the ratio between tree diameter ( $d$ , cm) and the quadratic mean diameter ( $D_g$ , cm), the square diameter ( $d^2$ , cm<sup>2</sup>), the stand basal area ( $G$ , m<sup>2</sup>ha<sup>-1</sup>), the dominant height ( $H_0$ , m) and the *BALMOD*<sup>1</sup> competition index (Schröder and Gadow, 1999).

The parameter estimates and their approximated standard errors are listed in Table 2. All parameters were significant, on the basis of the likelihood ratio test.

**Table 2.** Parameter estimates and approximate standard errors of the equation for predicting individual-tree annual survival probability.

Variable	Parameter Estimate	Approx. Std. Error	Approx. 95% Confidence Limits	
Intercept	-2.093	0.156	-2.3995	-1.7866
$d/D_g$	-3.214	0.183	-3.5733	-2.8552
$d^2$	-0.001096	0.000359	-0.00180	-0.00039
$G$	0.03703	0.00375	0.0297	0.0444
$H_0$	-0.07873	0.00867	-0.0957	-0.0617
<i>BALMOD</i>	0.3036	0.0269	0.2508	0.3564

$d$ : diameter at breast height (cm, 1.3 m above ground level);  $D_g$ : quadratic mean diameter (cm);  $G$ : stand basal area (m<sup>2</sup>ha<sup>-1</sup>).  $H_0$ : dominant height (m). *BALMOD*: competition index developed by Schröder and Gadow (1999).

The generalization of the coefficient of determination ( $\bar{R}^2$ ) obtained with the modification proposed by Nagelkerke (1991) was 0.37 and the chi-square values and associated probability of Hosmer and Lemeshow goodness-of-fit test ( $\hat{C}$ ) were 2.464 and

<sup>1</sup>  $BALMOD = (1 - [1 - (BAL/G)]) / IH$ , where  $BAL = \frac{\pi 10000}{4s} \sum d_{larger}^2$ ,  $G$  = stand basal area (m<sup>2</sup>ha<sup>-1</sup>),  $IH = 100 / (H_0 \sqrt{N})$ ,  $s$  = area of the plot (m<sup>2</sup>),  $d_{larger}$  = breast height diameter (cm) of trees larger than the subject tree  $i$ ,  $H_0$  = dominant height (m) and  $N$  = number of stems per ha.

0.9634, respectively. On the basis of the latter test, there was no evidence for a significant difference between predicted and actual survival probability, at  $\alpha = 0.05$ .

The cut-off that maximized the percentage of correctly classified trees was 0.55. A CCR of 92.5% was obtained by application of this value. The sensitivity of the model was approximately 98% and the specificity was 25%. This means that 98% of the live trees and 25% of the dead trees were correctly classified. However, this resulted in 392 trees classified as dead for the growth period between two consecutive inventories, which means that only 3.27% of the total number of trees were classified as dead. This value is rather lower than the observed value (8.38%). When a cut-off value of 0.71 was used, the model correctly classified approximately 95% of the live trees and 46% of the dead trees, with a CCR of 91%, and a predicted mortality percentage of 8.22%, which is very close to the real value. Flewelling and Monserud (2002) argued that verification that the total predicted mortality is close to the observed total should be considered part of the validation of a completed growth simulator.

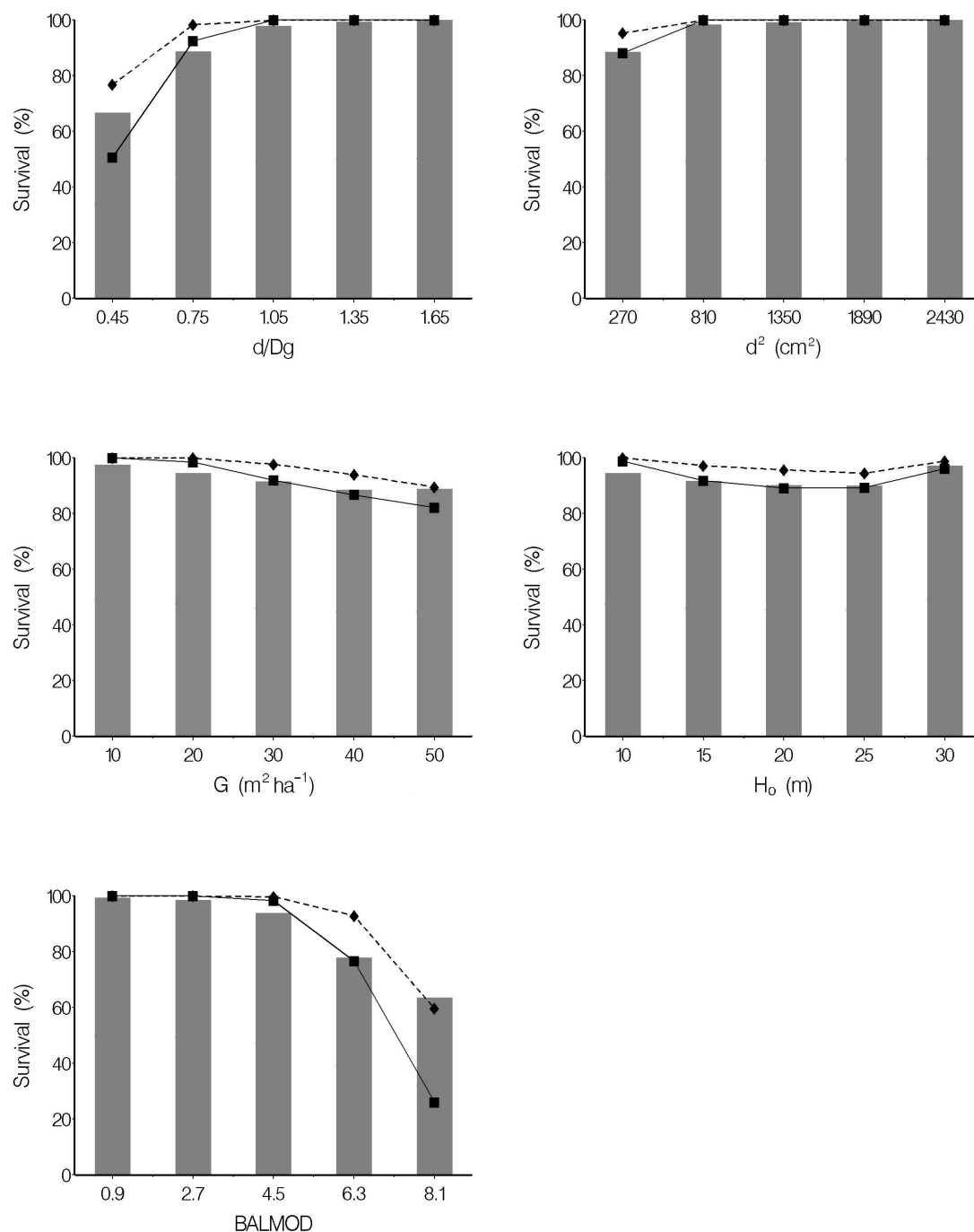
Plots of observed diameter-quadratic mean diameter ratio, square diameter, stand basal area, dominant height and *BALMOD* index against predicted occurrences of mortality (100 – survival probability in percent) for the two cut-offs mentioned before are shown in Figure 1. In general, survival was well predicted by the above-mentioned variables.

The parameters of the logistic model have biological sense. The probability of survival decreases for the smallest trees in the plot, where the ratio between diameter at breast height and quadratic mean diameter is smaller and the value of the *BALMOD* index is larger than for bigger trees. Lynch et al. (1998), Avila and Burkhart (1992) and Zhang et al. (1997) also included this ratio in their mortality models.

The influence of the square diameter variable was shown in other individual-tree mortality models (e.g., Lee, 1971; Monserud and Sterba, 1999; Yao et al., 2001; Temesgen and Mitchel, 2005). Monserud and Sterba (1999) showed that transformations such as inverse diameter and the second power of diameter may be necessary for better fitting of the non-linear relationship of diameter and mortality probability.

The social status of a tree is considered a good descriptor of individual tree competition (Jutras et al., 2003), expressed here by the ratio between diameter at breast height and quadratic mean diameter, and the *BALMOD* index (Schröder and Gadow, 1999). Other authors have included a distance-independent competition index in their mortality models to account for competition (e.g., Monserud and Sterba, 1999; Eid and Tuhus, 2001; Jutras et al., 2003). Also, as an indicator of stand-level competition, stand basal area (see Yao et al., 2001; Jutras et al., 2003) has been shown to influence mortality. In the proposed model, when stand basal area ( $G$ ) increases, the survival probability decreases. Stand basal area is important because it increases the probability of large trees dying as stand density increases. Otherwise, higher site occupancy would have no effect on the large trees (Jutras et al., 2003).

Site quality (i.e. site index) was not significant. However dominant height was significant. Although dominant height is an indicator of site quality it must be combined with age to correctly express site quality. Here, if dominant height increases (with the rest of the variables being constant) the probability of survival increases.



**Figure 1.** Predicted (line) and observed (bar) occurrences of mortality over the diameter-quadratic mean diameter ratio ( $d/D_g$ ), squared diameter ( $d^2$ ), stand basal area ( $G$ ), dominant height ( $H_0$ ) and *BALMOD* index. The dashed line represents the predicted mortality at a cut-off value of 0.55 and the solid line represents the predicted mortality at a cut-off value of 0.71.



Site quality is controversial in mortality models. In some studies lower mortality was related to better productivity (e.g., Woollons, 1998; Mabvurira and Miina, 2002). In other studies higher mortality has been related to better productivity (e.g., Eid and Tuhus, 2001; Yao et al., 2001). Vanclay (1994) has criticised use of the latter relationship, because, in principle, good sites are expected to support higher stocking than low-productive sites (Jutras et al., 2003). It is also possible that, rather than being an effect of productivity, the higher rate of mortality in good sites is partly an effect of higher local competition, which cannot properly be accounted for by robust stand- or tree-level indicators of competition such as *G* and *BALMOD*. This effect is thus accounted for by the site quality variables. On the other hand, some site effects are implicitly included in the models through stand variables. The addition of spatial information in competition measures may help to some extent (Jutras et al., 2003). Whether production drives mortality or mortality drives production is unclear (Keeling and Phillips, 2007). Therefore, on the basis of the results obtained here, and as previously suggested by some other authors (e.g., Jutras et al., 2003; Diéguez-Aranda et al., 2005b), site quality effects should be considered very carefully before they are applied in mortality equations.

The results obtained here are consistent with the dynamic process of intraspecific competition and the natural mortality of even-aged stands (Clutter et al., 1983; Vanclay, 1994; van Laar and Akça, 1997; Gadow and Hui, 1999).

## 4. Conclusions

In this study a logistic regression model for predicting the probability of individual trees dying in an up-coming one-year growth period was constructed. The mortality model depends on diameter at breast height, quadratic mean diameter, stand basal area, dominant height and *BALMOD* competition index. All of these variables are easy to calculate from traditional inventory data. The use of the models in growth simulators emphasized the need to obtain reliable predictions with variables that are generally available (Jutras et al., 2003).

As shown in the model specification subsection, the compound interest formula (Markov property) can easily convert mortality or survival rates for any length of growth period to an annual basis (Flewelling and Monserud, 2002). The use of the keyword `_LOSS_` in the SAS/STAT<sup>®</sup> NLIN procedure (SAS Institute Inc., 2004) allowed maximum likelihood solutions to be obtained, by definition of the objective criteria (minimizing the negative log likelihood) (Flewelling and Monserud, 2002).

The use of a cut-off value of 0.71 associated with the mortality model provided a total predicted mortality close to the observed total mortality.

## 5. References

- Alfaro, R.I., Taylor, S., Brown, G., Wegwitz, E., 1999. Tree mortality caused by the western hemlock looper in landscapes of central British Columbia. *For. Ecol. Manage.* 124(2), 285–291.
- Álvarez, J.G., Castedo, F., Ruíz, A.D., López, C.A., Gadow, K.v., 2004. A two-step mortality model for even-aged stands of *Pinus radiata* D. Don in Galicia (Northwestern Spain). *Ann. For. Sci.* 61, 439–448.
- Anderson, J.J., 2000. A vitality-based model relating stressors and environmental properties to organism survival. *Ecol. Monogr.* 70, 445–470.
- Ávila, O.B., Burkhardt, H.E., 1992. Modeling survival of loblolly trees in thinned and unthinned plantations. *Can. J. For. Res.* 22, 1878–1882.
- Breiman, L., Friedman, J.H., Olshen, R.A., Stone, C.J., 1984. *Classification and regression trees*. Wadsworth, Belmont, CA.
- Buchman, R.G., Pederson, S.P., Walters, R.N., 1983. A tree survival model with application to species of the Great Lakes region. *Can. J. For. Res.* 13, 601–608.
- Clutter, J.L., Fortson, J.C., Pienaar, L.V., Brister, G.H., Bailey, R.L., 1983. *Timber management: a quantitative approach*. John Wiley & Sons, New York.
- Das, A.J., Battles, J.J., Stephenson, N.L., van Mantgem, P.J., 2007. The relationship between tree growth patterns and likelihood of mortality: a study of two tree species in the Sierra Nevada. *Can. J. For. Res.* 37, 580–597.
- Diéguez-Aranda, U., Castedo-Dorado, F., Álvarez-González, J.G., Rodríguez-Soalleiro, R., 2005a. Modelling mortality of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) plantations in the northwest of Spain. *Eur. J. Forest Res.* 124, 143–153.
- Diéguez-Aranda, U., Burkhardt, H.E., Rodríguez-Soalleiro, R., 2005b. Modeling dominant height growth of radiata pine (*Pinus radiata* D. Don) plantations in north-western Spain. *For. Ecol. Manage.* 215, 271–284.
- Eid, T., Tuhus, E., 2001. Models for individual tree mortality in Norway. *For. Ecol. Manage.* 154, 69–84.
- Flewelling, J.W., Monserud, R.A., 2002. Comparing methods for modelling tree mortality. *USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-25*, 168–177.
- Franklin, J.F., Shugart, H.H., Harmon, M.E., 1987. Tree death as an ecological process. The causes, consequences and variability of tree mortality. *Bioscience* 37(8), 550–556.
- Gadow, K.v., Hui, G., 1999. *Modelling Forest Development*. Kluwer Academic Publishers.
- Hamilton, D.A., 1974. Event probabilities estimated by regression. *USDA For. Serv., Res. Pap.* INT-152.
- Hamilton, D.A., 1986. A logistic model of mortality in thinned and unthinned mixed conifer stands of northern Idaho. *For. Sci.* 32, 989–1000.
- Harcombe, P.A., 1986. Stand development in a 130 years-old spruce-hemlock forest based on age structure and 50 years of mortality data. *For. Ecol. Manage.* 14, 41–58.
- Hasenauer, H., 1994. *Ein Einzelbaumwachstums-Simulator für ungleichaltrige Fichten-Kiefern- und Buchen-Fichtenmischbestände*. Forstliche Schriftenreihe Universität für Bodenkultur, Wien.

- Hasenauer, H., Merkl, D., Weingartner, M., 2001. Estimating tree mortality of Norway spruce with neural networks. *Adv. Environ. Res.* 5, 405–414.
- Hosmer, D.W., Lemeshow, S., 2000. Applied logistic regression. John Wiley & Sons, New York.
- Jutras, S., Hökkä, H., Alenius, V., Salminen, H., 2003. Modeling mortality of individual trees in drained peatland sites in Finland. *Silva Fennica* 37(2), 235–251.
- Keeling, H.C., Phillips, O.L., 2007. The global relationship between forest productivity and biomass. *Global Ecol. Biogeogr.* 16, 618–631.
- Kyto, M., Niemela, P., Annala, E., 1996. Vitality and bark beetle resistance of fertilized Norway spruce. *For. Ecol. Manage.* 84, 149–157.
- Lee, Y.J., 1971. Predicting mortality for even-aged stands of lodgepole pine. *For. Chron.* 47, 29–32.
- Lynch, T.B., Huebschmann, M.M., Murphy, P.A., 1998. A survival model for individual shortleaf pine trees in even-aged natural stands. In: *Proceedings of international conference on integrated resource inventories*. Boise, Idaho. pp. 533–538.
- Mabvurira, D., Miina, J., 2002. Individual-tree growth and mortality models for *Eucalyptus grandis* (Hill) Maiden plantations in Zimbabwe. *For. Ecol. Manage.* 161, 231–245.
- Mangel, M., Bonsall, M.B., 2004. The shape of things to come: using models with physiological structure to predict mortality trajectories. *Theor. Popul. Biol.* 65, 353–359.
- McCullagh, P., Nelder, J.A., 1983. Generalized linear models. Chapman and Hall, New York.
- Mendenhall, W., Scheaffer, R.L., 1973. Mathematical statistics and applications. Duxbury Press, North Scituate, MA.
- Monserud, R.A., 1976. Simulation of forest tree mortality. *For. Sci.* 22, 438–444.
- Monserud, R.A., Sterba, H., 1999. Modeling individual tree mortality for Austrian forest species. *For. Ecol. Manage.* 113, 109–123.
- Nagelkerke, N.J.D., 1991. A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika* 78, 691–692.
- Negron, J.F., 1998. Probability of infestation and extent of mortality associated with the Douglas-fir beetle in the Colorado Front Range. *For. Ecol. Manage.* 107(1), 71–85.
- Neter, J., Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J., Wasserman, W., 1996. Applied linear statistical models (Fourth ed.). McGraw-Hill, New York.
- Neter, J., Maynes, S.E., 1970. On the appropriateness of the correlation coefficient with a 0, 1 dependent variable. *J. Am. Stat. Assoc.* 65(350), 501–509.
- Peet, R.K., Christensen, N.L., 1987. Competition and tree death. *Bioscience* 37, 586–595.
- Perry, D.A., 1985. The competition process in forest stands. In: Cannel, M.G.R., Jackson, J.E., (Eds.), *Trees as crop plants*. Institute of Terrestrial Ecology, Natural Environment Research Council, pp. 481–506.
- Ryan, T.P., 1997. Modern regression methods. John Wiley & Sons, New York.
- SAS Institute INC., 2004. SAS/STAT® 9.1 User's Guide. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Schröder J., Gadow K.v., 1999. Testing a new competition index for maritime pine in north-western Spain. *Can. J. For. Res.* 29, 280–283.
- Seidl, R., Baier, P., Rammer, W., Schopf, A., Lexer, M.J., 2007. Modelling tree mortality by bark beetle infestation in Norway spruce forest. *Ecol. Model.* 206(3), 383–399.

- Stage, A.R., 1973. Prognosis model for stand development. USDA For. Serv., Res. Pap. INT-137.
- Temesgen, H., Mitchell, S.J., 2005. An individual-tree mortality model for complex stands of southeastern British Columbia. *West. J. Appl. For.* 20(2), 101–109.
- van Laar, A., Akça, A., 1997. Forest mensuration. Cuvillier Verlag, Göttingen.
- Vanclay, J.K., 1991. Aggregating tree species to develop diameter increment equations for tropical rainforest. *For. Ecol. Manage.* 42, 143–168.
- Vanclay, J.K., 1994. Modelling forest growth and yield. Applications to mixed tropical forest. CAB International, Wallingford, UK.
- Vanclay, J.K., 1995. Growth models for tropical forest: a synthesis of models and methods. *For. Sci.* 41, 7–42.
- Verbyla, D.L., 1987. Classification trees: a new discrimination tool. *Can. J. For. Res.* 17, 1150–1152.
- Woollons, R.C., 1998. Even-aged stand mortality estimation through a two-step regression process. *For. Ecol. Manage.* 105, 189–195.
- Wykoff, W.R., 1990. A basal area increment model for individual conifers in the northern Rocky Mountains. *For. Sci.* 36(4), 1077–1104.
- Wykoff, W.F., Crookston, N.L., Stage, A.R., 1982. User's guide to the Stand Prognosis Model. USDA For. Serv., Gen. Tech. Rep. INT-133, 112 pp.
- Yao, X., Titus, S.J., MacDonald, S.E., 2001. A generalized logistic model of individual tree mortality for aspen, white spruce, and lodgepole pine in Alberta mixedwood forests. *Can. J. For. Res.* 31, 283–291.
- Zhang, S., Amateis, R.L., Burkhart, H.E., 1997. Constraining individual tree diameter increment and survival models for loblolly pine plantations. *For. Sci.* 43(3), 414–423.